БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Географический факультет

П.А. Митрахович

БИОЛОГИЯ

Курс лекций

Минск
2004

Содержание

3. Эволюция – история жизни

a. Развитие эволюционных представлений
b. Теория эволюции Леммарка
c. Основные положения эволюционного учения Ч.Дарвина
d. Движущие силы эволюции
e. Предпосылки и элементарные факторы эволюции.
f. Мутации и их роль в генетической структуре популяции
g. Естественный отбор
h. Эволюционная роль изоляции популяции и ее формы
i. Видообразование, его факторы и способы
j. Основные направления эволюции
k. Онтогенез, филогенез и их взаимосвязь

4. Многообразие органического мира

a. Надцарство, доядерные организмы (прокариоты)
b. Царство вирусы
c. Надцарство, ядерные организмы (эукариоты)
i. Царство грибы
ii. Царство растения
iii. Формы структурной организации и ткани растений
iv. Органы растений
v. Репродуктивные органы, растений
vi. Размножение растений
vii. Транспорт веществ в растении
viii. Царство животные

5. **Основы экологии**

a. Основные экологические факторы
b. Вид, популяция, сообщество
c. Биосфера
d. Человек и биосфера

Лекция 1
ВВЕДЕНИЕ

Предмет, методы и задачи биологии как науки. Биология - наука о жизни, ее формах и закономерностях развития, поэтому она является естественной наукой. Одно из основных отличий естественных наук в том, что ответ на поставленный вопрос может быть получен экспериментальным путем.

Предметом изучения биологии является многообразие живых организмов, живших в прошлые геологические эпохи и населяющих Землю в настоящее время, их строение, функции, происхождение, индивидуальное развитие, эволюция, распространение, взаимоотношения друг с другом и окружающей средой.

Биология исследует обмен веществ и энергии, размножение, наследственность и изменчивость, рост и развитие, раздражимость, дискретность и др.

Объектами исследований определяются ее основные направления: микробиология, вирусология, зоология, ботаника, антропология и др. При этом изучаются особенности происхождения, строения, развития, свойства, разнообразие и распространение видов.

По форме, строению и проявлению жизни каждого организма в биологии выделяют: морфологию, анатомию, физиологию, генетику, биологию развития, эволюционное учение и экологию.

В клетках, тканях, органах и в организме в целом протекают химические и физикохимические процессы, которыми занимаются такие науки, как биохимия и биофизика. Серийными явлениями и процессами, позволяющими устанавливать закономерности, а также обработкой результатов исследований занимаются биометрия и биологическая статистика.

Исследование организма на молекулярном уровне, изучение структуры и функций клеток, тканей и органов выполняют молекулярная биология, цитология, гистология и анатомия. Популяциями и организмами их составляющими, закономерностями формирования, функционирования более высоких структурных уровней организации

жизни занимается биогеоценология. Закономерности строения и функционирования, единые для всех организмов, разрабатывает общая биология.

Таким образом, путь развития биологии - дифференцировка общих теорий и положений биологии на более частные, специальные дисциплины (рис. 1).

Рис. 1. Наука биология и ее составляющие

Существует ряд методов биологических исследований:

1) исторический - позволяет понять процессы развития живой природы на основании сведений о прошлой и современной организации органического мира;

2) наблюдение - описываются различные биологические явления;

3) сравнение - помогает выявить общие закономерности строения и функционирования организмов;

4) эксперимент (опыт) - практический, путь проверки наблюдений и сравнений;

5) моделирование - имплантация процессов, недоступных для непосредственного наблюдения или проверки эксперимента.

Велико значение биологии как науки в связи с познанием исторического развития органического мира, способности решать практические, жизненно важные задачи. Большое народнохозяйственное значение имеет ботаника, растениеводство, зоология, животноводство, опирающиеся на достижения генетики и селекции, способных создавать нужные сорта культурных растений и пород домашних животных.

Эффективность борьбы с вредителями и болезнями культурных растений, паразитами домашних животных - результат биологических знаний.

Синтез белков, ферментов, аминокислот, витаминов, разработки различных методов генной инженерии, заложивших основу принципов биотехнологии - достижения современной биологии нашедшие практическое применение.

Успехи и открытия в биологии определили современный уровень медицинских наук. Они способствуют выявлению и устранению негативного воздействия человека на природную среду, что возможно при

четком определении режимов рационального использования запасов биосферы. Еще одной из важнейших задач биологии является сохранность биосферы и обеспечение способности природы к самовоспроизведению.

Жизнь как форма существования живой материи. Критерии живых систем. По определению К.Маркса, с точки зрения диалектического материализма, “Жизнь есть способ существования белковых тел” существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней средой. С прекращением обмена веществ прекращается жизнь, что ведет к разрушению белков. По современным представлениям жизнь - это процесс существования сложных биологических систем, состоящих из крупных органических молекул и способных самовоспроизводиться и поддерживать свое существование в результате обмена энергией и веществом с окружающей средой.

Универсальные свойства живых организмов - критерии живых систем.

Метаболизм. Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой, смысл биотических круговоротов - преобразование веществ.

Репродукция, или самовоспроизведение. Размножение - это свойство организмов воспроизводить себе подобных.

Наследственность - способность передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение.

Изменчивость - способность организмов приобретать новые признаки и свойства, отличающие их от родительских форм.

Рост и развитие. Все организмы способны увеличивать свои размеры в определенный период онтогенеза. Развитие живой формы существования материи представлено индивидуальным развитием, или *онтогенезом,* и историческим развитием, или *филогенезом*.

Раздражимость - способность живых организмов избирательно реагировать на внешние воздействия.

Дискретность. Жизнь на земле проявляется в виде дискретных форм. Отдельный организм или иная биологическая система (вид и др.) состоит из отдельных, но тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство.

*Авторегуляция (саморегуляция).*Способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность течения физиологических процессов - гомеостаз.

Ритмичность. Периодические изменения физиологических функций и формообразовательных процессов с различными периодами колебаний (от 1 секунды до столетия).

Организм, как функциональная единица живой материи, является также и структурной единицей, определяющей уровни ее организации.

Уровни организации живой материи. Молекулярный уровень означает, что любая живая система проявляется на уровне взаимодействия биологических макромолекул. На этом уровне исследуется роль белков, нуклеиновых кислот, липидов, полисахаридов и др. в развитии и росте организмов, хранении и передачи наследственной информации, в обмене веществ и превращении энергии в живых клетках и других явлениях.

Субклеточный - процессы, протекающие в специализированных органоидах (митохондриях, хлоропластах, рибосомах и др.).

Клеточный. Клетка - структурная и функциональная единица, а также единица размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле.

Организменный. Организм представляет собой целостную одноклеточную или многоклеточную живую систему, способную к самостоятельному существованию.

Популяционно-видовой. Вид - совокупность особей, сходных по структурно-функциональной организации, имеющих одинаковый кариотип и единое происхождение, занимающих определенный ареал обитания, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Если организм должен умереть по исчерпанию генетической программы жизни, то популяция может существовать неограниченно долго, при определенных условиях.

Биосферно-биогенетический, или экосистемный уровень - это самый высокий уровень организации живой материи, на котором изучаются взаимоотношения организма и среды, миграции живого вещества, пути и закономерности протекания энергетических круговоротов и другие процессы, происходящие в экосистемах.

ЧАСТЬ I

I. КЛЕТКА - ОСНОВА ЖИЗНИ

1.1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ

Будучи самой элементарной (мелкой) единицей организма клетка имеет все его основные признаки и наделены жизнью. Клетка способна осуществлять обмен веществ и энергии, размножение, рост, развитие, способна реагировать на раздражители.

Одно из важнейших обобщений биологии - клеточная теория. В современном варианте теория утверждает, что все живые организмы (бактерии, растения, животные) состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности. Все клетки в основном сходны по химическому составу и обмену веществ, активность всего организма зависит от активности его клеток.

Клетки впервые описал англичанин Роберт Гук в 1665 г. с помощью сконструированного им микроскопа. Он дал описание срезу пробковой ткани, которая состояла из мелких ячеек, похожих на пчелиные соты. Позднее клеточное строение растений подтвердили голландец А. Левенгук (1674), открывший бактерии и эритроциты, итальянец М. Мальпиги (1675) и англичанин Н. Грю (1682). В 1825 г. чешский ученый Я. Пуркинье открыл ядро в яйцеклетке птиц, а в 1931 г. англичанин Р. Броун описал ядро растительной клетки.

Авторами клеточной теории считаются ботаник М. Шлейден и зоолог Т.Шванн, которые в 1838 г. впервые констатировали, что растения и животные - это скопление клеток, расположенных в определенном порядке.

Химические элементы клеток. Химию живых существ отличают две особенности: во-первых, все живые существа состоят из воды - главным образом; во-вторых, молекулы живых веществ, свойственных только живому, имеют углеродные скелеты.

Периодическая таблица химических элементов Д.И. Менделеева содержит более 100 элементов. В клетках обнаружено около 70, но лишь 24 из них имеют установленные значения и встречаются в живых организмах постоянно (табл. 1).

Таблица 1.

Важнейшие химические элементы клетки

Элемент	Символ	Примерное содержание, %	Значение для клетки и организма
Кислород	O	62	Входит в состав воды и органических веществ
Углерод	C	20	Входит в состав всех органических веществ
Водород	H	10	Компонент воды и органических веществ
Азот	N	3	Компонент аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, АТФ, хлорофилла, гемоглобина, многих ферментов
Кальций	Ca	2,5	Входит в состав клеточной стенки у растений, костей и зубов; активизирует свертывание крови и сокращение мышечных волокон
Фосфор	P	1,0	Входит в состав костной ткани и зубной эмали, нуклеиновых кислот, АТФ и некоторых ферментов
Сера	S	0, 25	Входит в состав аминокислот (цистеин, цистин и метионин), витамина B_1 и некоторых ферментов
Калий	K	0, 25	Содердится в клетке толко в виде ионов; активизирует ферменты белкового синтеза, обусловливает нормальный ритм сердечной деятельности, участвует в процессах фотосинтиеза
Хлор	Cl	0,2	Преобладает отрицательный ион в организме животных. Компонент соляной кислоты в желудочном соке
Магний	Mg	0,07	Входит в состав молекул хлорофилла, а также костей и зубов; активизирует энергетический обмен и синтез ДНК
Иод	I	0,01	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Железо	Fe	0,01	Входит в состав многих ферментов, гемоглобина и миоглобина, участвует в биосинтезе хлорофилла, в процессах дыхания и фотосинтеза
Медь	Cu	Следы	Входит в состав гемоцианитов беспозвоночных и у некоторых ферментов; участвует в процессах кроветворения, фотосинтеза, синтеза гемоглобина

Марганец	Mn	-	Входит в состав или повышает активность некоторых ферментов; участвует в развитии костей, ассимиляции азота и процессе фотосинтеза
Молибден	Mo	-	Входит в состав некоторых ферментов (нитратредуктаза), участвует в процессах связывания атмосферного азота растениями
Кобальт	Co	-	Входит в состав витамина B_{12} участвует в фиксации атмосферного азота растениями и развитии эритроцитов
Бор	B	-	Влияет на ростовые процессы растений, активизирует восстановительные ферменты дыхания
Цинк	Zn	-	Входит в состав некоторых ферментов, расщепляющих полипептиды и угольную кислоту, участвует в синтезе растительных гормонов (ауксинов) и спиртовом брожении
Фтор	F	-	Входит в состав эмали зубов и костей

Жизненный состав эукариотических и прокариотических клеток отличается лишь по таким компонентам клетки, как белки преобладают у млекопитающих нуклеокислоты - преобладают у бактерий и липиды - преобладают у млекопитающих (табл. 2).

Таблица 2

Примерный химический состав типичных бактерий и клетки млекопитающих

Компонент	Доля от общей массы клетки, %	
	бактерии	млекопитающие
Вода	70	70
Неорганические ионы	1	1
Разнообразные низкомолекулярные соединения	3	3
Белки	15	18
Нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК)	7	1
Липиды	2	5
Углеводы	2	2

Клеточные вещества состоят из неорганических и органических соединений. Первые - это минеральные соли и вода, вторые - углерод-

ные соединения (углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты и др.).

Как видно из табл. 2 и у прокариот и у эукариот около 70% от массы клетки приходится на долю воды. Биологическая роль воды в клетках и в организме в целом очень высок и определяется ее химическими и структурными свойствами. Прежде чем перейти к характеристике этих свойств воды необходимо остановиться на строении атомов основных химических элементов клетки и химических связях между атомами, в том числе и между атомами водорода и кислорода, из которых состоит молекула воды.

Атом как единица вещества очень мал. Например, диаметр атома водорода в полтора раза меньше десятимиллионной доли милиметра.

В результате расщепления атомов получены три вида частиц: положительно заряженные - протоны (р), отрицательно заряженные - электроны (е), нейтральные, не несущие зарядов - нейтроны (п). В центре атома находится ядро, окружающее протоны и нейтроны, а снаружи - электронные оболочки, или электронные орбиты, на которых вращаются электроны. Самое простое строение имеет атом водорода - в ядре отсутствуют нейтроны. Атомы всех других элементов содержат нейтроны. Атомы с одинаковым числом протонов принадлежат к одному и тому же элементу (рис.2).

Для стабильности атома его внешний уровень (оболочка) должен быть заполнен определенным числом электронов. Атомы с незаполненными внешними уровнями могут принимать или отдавать электроны, образуя химические связи.

Химические соединения живых организмов и их клеток образуются за счет трех типов связей:

Ионная связь образуется, когда атом отдает другому атому один или несколько электронов, в результате каждый из атомов имеет стабильный набор электронов (рис.3). В Органических молекулах эта связь основана на взаимодействии противоположно заряженных групп молекул (например, $-COO^-$ и $-NH_3^+$).

Ковалентная связь образуется за счет обобществления пары электронов. Если эта связь образована атомами разных элементов, то она полярна, так как один из элементов притягивается ядром атома сильнее. Например, HCl - полярная ковалентная связь.

Полярные связи имеют частично положительный (+) и частично отрицательный (-) заряды.

Водородная связь играет важную роль в живых системах и их клетках. Эту связь образует атом водорода, соединенный полярной ковалентной связью с каким-нибудь другим атомом (обычно- и кислородом или азотом) таким образом, что водород несет частично положительный заряд. Водородная связь менее прочна, чем ионная и ковалентная, поэтому часто рвется. Именно множество таких слабых связей способно проявить силу, на которой держится жизнь.

В химии существует такое понятие как *валентность* - химическое свойство элементов, которое определяется числом атомов водорода, с которыми соединяется один атом данного элемента. Валентность - мера устойчивости. Например, углерод, четырехвалентен (C^4), азот трехвалентен (N^3), кислород двухвалентен (O^2) и водород одновалентен (H^1).

Наиболее распространены в живых системах четыре элемента: водород, углерод, кислород, азот - в порядке убывающего числа атомов. На их долю приходится более 90% как массы, так и числа атомов, входящих в состав всех живых организмов. Биологическое значение этих элементов в их валентности, равной соответственно 1, 4, 2, 3 и так же их способностью образовывать более прочные ковалентные связи, нежели связи, образуемые другими элементами той же валентности.

Наиболее уникальными химическими свойствами для живых систем обладает углерод (С). Изучением углерода и его соединений занимается отдельная отрасль химии - органическая химия.

Уникальность химических свойств углерода заключается в том, что его атомы сравнительно малы и атомная масса невелики.

Он способен образовывать четыре прочные ковалентные связи. Например,

Он образует углерод-углеродные связи, строя таким путем длинные углеродные скелеты молекул в виде цепей или колец. Например, неразветвленная цепь

разветвленная цепь

цепь с двойной связью

шестиугольное (бензол) кольцо

1.2. Структурные, химические, физические свойства и основные биологические функции воды

Содержание воды в клетках разных тканей организма различно. В клетках костной ткани содержится около 20%, жировой - около 40, в мышечных клетках - 76, в клетках развивающегося зародыша - более 90 % воды.

Наличие воды - главное условие активности клеток, т.е. функциональная активность организма находится в прямопропорциональной зависимости от содержания в них воды.

Структурные и химические свойства воды определяют ее роль в клетке. Эти свойства связаны с малыми размерами молекул воды, их полярностью и способностью соединяться друг с другом водородными связями (рис.4).

Рис. 4

В жидкой воде слабые водородные связи быстро образуются и быстро разрушаются.

Соединяясь с сильноотрицательным атомом кислорода или азота, атом водорода приобретает сильно положительный заряд, что способствует ему создавать вторую связь с другим электроотрицательным атомом. Молекула воды, у которой один конец несет положительный заряд и другой - отрицательный, называют диполем. Дипольное состояние молекулы воды подтверждается в опытах с анионами и катионами (рис.5).

Как видно из рисунка более отрицательные атомы кислорода молекул воды обращены в сторону катиона, и вокруг аниона они направлены, наоборот, наружу. Это наблюдается, когда ионные соединения растворяются в воде. Вследствие присущей им полярности, молекулы воды ослабляют притяжение между ионами противоположного знака, а затем окружают ионы и удерживают их на определенном расстоянии друг от друга. В этих случаях принято говорить, что ионы гидратированы.

Гидрофобные взаимодействия. Неполярные молекулы и части молекул (например, углеродные цепи) в таком полярном растворителе, как вода, прочно удерживаются вместе потому, что не взаимодействуют с молекулами воды; они нерастворимы в воде - гидрофобны. Неполярные соединения образуют в воде поверхность раздела, что очень важно для живых организмов. Вода обеспечивает взаимодействие гидрофобным веществам (липидам и др.). Этот факт обеспечивает со-

хранение стабильности мембран клеток, молекул белка, РНК и ДНК, а также других субклеточных образований.

В водном растворе нековалентные связи (ионные, водородные, гидрофобные) примерно в 100 раз слабее ковалентных. В совокупности эти связи определяют структуру макромолекул и, как следствие, их функции.

Молекулы воды способны слипаться между собой (когезия) и с другими веществами (адгезия). Это свойство воды имеет важное значение в клетках животных и растений. У последних оно способствует движению ксилемного сока.

Вода имеет большую *удельную теплоемкость*. Удельная теплоемкость - это количество тепла (в джоулях) необходимое для нагревания 1 кг воды на 1^0 С и оно равно 4,19 Дж. Тем самым вода регулирует биохимические процессы, которые изменяют температуру организма.

Высокая *теплота испарения воды* - за счет водородных связей, обеспечивает высокую температуру кипения (100^0 при 760 мм рт.ст.). Испарение сопровождается охлаждением - это важно для растений при транспирации через устьица, а у животных при потоотделении. При испарении 1 г воды поглощается 2224 Дж - скрытая теплота парообразования.

Наибольшую плотность вода имеет при температуре $+4^0$ С. При понижении температуры до 0^0 С плотность воды снижается, поэтому лед не тонет. Лед играет защитную роль для водных экосистем.

В процессе эволюции химических соединений до пробионтов и последних до первых организмов суши вода (мировой океан) служила мощным экраном для губительного действующего ультрафиолетового излучения в условиях отсутствия озонового экрана.

Биологические функции воды очень разнообразны, наиболее важные из них отражены в таблице 3.

Лекция 2

ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА КЛЕТОК

Живые организмы имеют высокоупорядоченное строение и поведение, которые подчиняются информации сосредоточенной главным образом в ядре и нуклеотиде (ядерная область) соответствующих ор-

ганизмов, т.е. эукариот и прокариот. Информационная система - это совокупность генов, представленная нуклеиновыми кислотами (ДНК и РНК) каждой клетки. Именно в генах закодирована генетическая информация.

Благодаря наличию ДНК *ядро* эукариотической клетки является информационным центром - местом хранения и воспроизводства наследственной информации, которая определяет все признаки данной клетки и организма в целом.

Размеры и форма ядра варьирует в зависимости от вида организма, возраста и функционального состояния. Наиболее эффективной является лопастная форма ядра, т.к. она обеспечивает наибольшую площадь контакта ядерной оболочки с цитоплазмой, что интенсифицирует скорости биохимических реакций.

План строения ядра, в общем, одинаков для всех клеток (рис. 6).

Ядро окружено ядерной оболочкой - двойной мембраной, отделяющей содержимое ядра от цитоплазмы. Пространство между внутренней и наружной мембраной называется перинуклеарным. Наружная мембрана имеет сплошную структуру - переходит в эндоплазматический ретикулум (ЭР), который может быть покрыт рибосомами. Рибосомы - место синтеза белков. Внутренняя мембрана рибосом не содержит. В мембране имеются поры, через них происходит обмен веществами между ядром и цитоплазмой.

Хроматин состоит из многих видов ДНК. Слово хроматин означает окрашенный материал. Во время деления ядра хроматин окрашивается интенсивнее (красителями) и становится хорошо заметным. Основу хроматина, кроме ДНК, составляют соединенные с ним специфические белки - гистоны. Спирализованные в процессе деления ядра нуклеопротеины называются хромосомами. Каждая хромосома имеет перетяжку-центромеру, которая делит ее на два плеча. К центромере прикрепляются веретена деления, регулирующие расхождение хромосом к полюсам.

Ядрышко - находится внутри ядра - это округлая структура, не имеющая мембраны, в ней происходит синтез рибосом. В ядрышке содержится большое количество ДНК и РНК. Определенные участки ДНК в ядрышках называются ядрышковыми организаторами: в них содержится большое количество копий генов, кодирующих рибосомную РНК. Количество ядрышек и их форма могут быть различными и зависят от функционального состояния ядра.

Ядро и *цитоплазма* образуют в клетке *протоплазму*. В водянистом веществе цитоплазмы находятся свойственные клетке органеллы, а так же отходы метаболизма и запасные вещества (рис. 7).

Кариотип и его видовая специфичность. Совокупность хромосом соматической клетки организмов одного вида называют хромосомным набором, или кариотипом. Соматические клетки имеют двойной (2п), или диплоидный набор хромосом, генеративный - половинный, или гаплоидный (п). Полиплоидными называются клетки, имеющие более двух наборов хромосом (3п, 4п..16п и т.д.).

Одинаковые по форме, структуре и размерам, но имеющие разное происхождение (относительно пола) парные хромосомы называются *гомологичными*.

Видовая специфичность кариотипа - это определенное число хромосом соматических клеток, характерное для каждого вида. Так, например: человек имеет 46 хромосом, собака - 78, дрозофила - 8, томат - 24, кукуруза - 20 и т.д.

1.3. Химические компоненты клетки

Изучение химии живых организмов - биохимии тесно связано с общим развитием биологии в нашем веке. Значение биохимии в том, что она дает фундаментальное понимание физиологии, иными словами, понимание того, как работают биологические системы.

Интересно то, что при рассмотрении живых организмов на уровне биохимии становятся все более очевидным не различия, а сходство организмов.

Простые органические соединения мы находим во всех организмах (*мономеры* - "строительные блоки"). Из них строятся более крупные соединения - макромолекулы (табл. 4).

Таблица 4

Главные органические соединения

Группа	Мономеры	Синтез Распад	Полимеры
Углеводы	Моносахариды		Полисахариды
Липиды	Глицерол+Жирные кислоты		Триацилглтцеролы (не-настоящие полимеры)
Белки	Аминокислоты		Полипептиды
Нуклеиновые кислоты	Нуклеотиды		ДНК, РНК

В некоторых углеводах и липидах запасается энергия, которая при необходимости может быть извлечена в процессе их расщепления. Среди углеводов растений важную роль играет такой полисахарид, как целлюлоза, несущая опорные функци. Липиды представляют собой неполярные соединения, и поэтому нерастворимы в воде; эти соединения - необходимые компоненты всех биологических мембран.К липидам относятся также и некоторые важные гормоны.

Белки и нуклеиновые кислоты выполняют главные функции в управлении ростом, метаболизмом и размножением. Ферменты - это белковые катализаторы; тысячи ферментов, которыми оснащены клетки, дают им возможность быстро осуществлять химические реакции при низких температурах. Важное место среди белков занимают также структурные белки, гормоны и токсины.

Макромолекула - это гигантская молекула, построенная из многих повторяющихся единиц; следовательно она представляет собой *полимер*, и звенья, из которых она состоит - мономеры. Макромолекулы составляют около 90% сухой массы клеток. Одним из ключевых обстоятельств, связанных с органическими соединениями, является то, что нуклеиновые кислоты и белки могут рассматриваться как информационные молекулы. Полисахариды таковыми не являются.

Информационность молекул нуклеиновых кислот и белков означает, что в них важна *последовательность* мономерных звеньев и то, что в них она варьирует сильнее, чем в полисахаридах.

Углеводы, их структура и свойства. Углеводами (сахаридами) называют вещества с общей формулой $Cx(H_2O)y$, где х и у могут иметь разные значения. Название “углеводы” отражает тот факт, что водород и кислород присутствуют в молекулах этих веществ в том же соотношении, что и в молекуле воды. Все углеводы являются либо *альдегидами*, либо *кетонами*.

Химические свойства углеводов определяются именно этими группами. Альдегиды, например, легко окисляются и поэтому являются мощными восстановителями. Кроме того, в органических соединениях встречаются и другие химические группы (табл.5).

Моносахариды - простые сахара. По числу атомов углерода вих молекулах они делятся на: триозы (ЗС), тетрозы (ЧС), пептозы (5С), гексозы (6С), гептозы (7С). Наиболее распространены в природе пентозы и гексозы.

В молекулах моносахаридов по всем атомам углерода, за исключением одного, присоединены гидроксильные группы (-ОН). Этот один атом углерода входит в состав либо альдегидной группы - *альдозы*, либо кетогруппы - *кетозы*.

К альдозам относятся: рибоза глюкоза, манноза и галактоза; к кетозам: рибулоза и фруктоза (рис.8).

Функции моносахаридов очень разнообразны, лишь тетрозы встречаются в природе очень редко, в основном у бактерий.

Дисахариды образуются в результате реакции конденсации между двумя моносахаридами, обычно гексозами. Связь между двумя моносахаридами называют гликозидной связью. Обычно она образуется между 1-ым и 4-ым углеродными атомами соседних моносахаридов (1, 4- гликозидная связь). В результате таких многочисленных связей возникают полисахариды. Зачастую - это гигантские молекулы (рис. 9).

Наиболее распространенными из дисахаридов являются:

Мальтоза = Глюкоза + Глюкоза

Лактоза = Глюкоза + Галактоза

Сахароза = Глюкоза + Фруктоза

Мальтоза образуется в результате расщепления полисахарида крахмала под действием ферментов, называемых *амилазими* (например, в организме животных или при прорастании семян). Расщепление дисахарида мальтозы до моносахарида глюкозы осуществляется под действием фермента *мальтазы*. Лактоза, или молочный сахар, содержится только в молоке. Сахароза, или тростниковый сахар, содержится преимущественно в растениях. Трансформируясь по флоэме (нисходящий ток) сахароза часто откладывается в качестве питательного вещества. Сахарозу получают промышленным путем из сахарного тростника или из сахарной свеклы; именно она тот самый сахар, который мы покупаем в магазине.

Полисахариды, как уже было сказано - полимеры моносахаридов. Полимеры пентоз называются пентозанами, гексоз - гексозанами и т.д. суффикс “ан” означает полимер (рис. 9).

Одним из распространенных полимеров глюкозы является крахмал. У растений крахмал служит главным запасным питательным веществом, но его нет у животных, которые запасают вместо него *гликоген*. Крахмал запасается в виде зерен в хлоропластах листьев, в клубнях картофеля, семенах злаков и бобовых.

Гликоген - это эквивалент крахмала, построенный из остатков глюкозы; встречается гликоген в клетках многих грибов. У позвоночных он содержится главным образом в печени и в мышцах, т.е. в местах высокой метаболической активности, где он служит источником глюкозы, используемой в процессе дыхания. В клетках гликоген отлагается в виде крошечных гранул, которые обычно связываются с гладким ЭР.

Целлюлоза также является полимером глюкозы (рис.8). В целлюлозе заключено около 50% углерода, находящегося в растениях, и по общей массе она на Земле занимает первое место среди всех органических соединений. Кроме растений ее образует один из классов грибов (оомицетов) и некоторые низшие беспозвоночные. В среднем 20-40% материала клеточной стенки растений составляет именно целлюлоза. Кроме того, что целлюлоза является структурным компонентом растительных клеточных стенок, она служит пищей для некоторых животных (жвачных, многих беспозвоночных), бактерий и грибов. Фермент целлюлаза, расщепляющий целлюлозу до глюкозы редко встречается в природе. У жвачных животных, например, у коровы, в кишечнике есть симбионтные бактерии, которые переваривают целлюлозу. Большое количество и медленный распад целлюлозы в природе важны в экологическом плане, потому что они означают "складирование" углерода столь необходимого всем живым организмам. Велико промышленное значение целлюлозы.

Соединениями, близкими к полисахаридам, являются: хитин, гликопротеины и гликолипиды.

Хитин - структурный полисахарид, очень близкий к целлюлозе; встречается у грибов, где выполняет опорную функцию в клеточных стенках. Особенно распространен этот полимер у членистоногих животных, в качестве важного компонента наружного скелета. Хитин - полимер ацетилглюкозамина (рис. 10).

Гликопротеины и гликолипиды - важные биологические соединения, содержащие ту или иную полисахаридную единицу. Полисахариды и родственные им соединения выплняют многообразные функции в живых организмах (табл.6). Например, структурные функции пектина заключаются в том, что он входит в состав матрикса клеточной стенки у растений; часто образует гели, которые используются как желирующие вещества. *Муреин* локализован в клеточных стенках бак-

терий; играет роль структурного компонента подобного целлюлозе в клеточных стенках растений.

Гликопротеины, гликолипиды и гиалуроновая кислота также является структурными компонентами клеток различных тканей.

Защитные функции выполняют: гепарин, камеди и слизи, а к резервным веществам относятся: маннан, арабиан (табл.6).

Липиды. Липиды - это обширная группа органических соединений, которые содержатся во всех живых клетках, нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в неполярных растворителях (эфир, бензол, бензин, хлороформ и др.). Липиды отличаются большим разнообразием химической структуры, но настоящие липиды - это сложные эфиры жирных кислот и какого-либо спирта.

Сложным эфиром называют продукт реакции между кислотой и спиртом:

кислота + спирт → сложный эфир+ вода

Например,

CH_3COOH +	C_2H_5OH →	$CH_3COOC_2H_5$ +	H_2O
этановая или уксусная кислота	этанол (этиловый спирт)	этилэтаноат (этилацетат)	вода

(рис. 11)

Нерастворимость в воде делает липиды важнейшими компонентами мембран, разделяющих в живых организмах отсеки, заполненные водой. Липиды - это главная форма хранения энергии в живом организме, поскольку, липиды могут храниться в концентрированном виде (без воды). Любое избыточное количество сахара, съеденное животным, и не израсходованное сразу же на энергетические нужды, быстро превращается в жир.

Жирные кислоты, входящие в состав липидов, - небольшие молекулы с длинной цепью, состоящей из атомов углерода и водорода и с карбоксильной группой (-COOH) на одном из концов. Различают насыщенные жирные кислоты - не имеют двойных связей, ненасыщенные имеют эти связи и температура плавления их тем ниже, чем больше двойных связей в молекуле жирной кислоты. Например, олеиновая кислота ($T_{пл}$ = 13,4^0 C) при комнатной температуре бывает жидкой, тогда как пальмитиновая и стеариновая кислоты ($T_{пл}$ = 63,1^0 C и

$T_{пл}$ = 69,6^0 С соответственно) в этих условиях остаются твердыми (рис.12).

В этой связи среди соединений этой группы различают жиры и масла, температура плавления которых зависит от присутствия в них тех или иных жирных кислот. В маслах, как правило, больше ненасыщенных жирных кислот, чем в жирах. В организме животных, живущих в условиях холодного климата, например, у рыб арктических морей, обычно содержится больше ненасыщенных триацилглецеролов, чем у обитателей теплых широт. По этой причине тело их остается гибким и при низких температурах среды.

Важнейшими группами липидов являются также *стероиды* (желчные кислоты, холестерол, половые гормоны, витамин Д и др.), *терпены* (ростовые вещества растений - гибберилины, коротиноиды, витамин К), *воска, фосфо- и гликолипиды*, *липопротеины*.

Как источники энергии липиды дают в 2-3 раза больше энергии, чем углеводы и белки. Это связано с тем, что в липидах по сравнению с последними значительно больше водорода и совсем мало кислорода. Высокое содержание липидов в семенах обеспечивает энергией процесс развития зародышей. Семена кокосовой пальмы, сои, подсолнечника и др. масличных растений, обеспечивают промышленное производство масел.

Благодаря низкой теплопроводности липиды выполняют теплоизоляционные функции. У китов жиры способствуют плавучести.

Еще одно из важнейших значений жиров в том, что они являются источником воды. При окислении 100 г жира образуется около 105 г воды. Эта метаболическая вода важна для обитателей пустынь (верблюд, жуки чернотелки и др.). Впадающие в спячку животные (медведи, сурки и др.) также получают воду окислением запасенных жиров.

Аминокислоты - это низкомолекулярные органические соединения, в состав которых входят одна или две аминогруппы ($-NH_2$) и одна или две карбоксильные группы (- COOH), обладающие щелочными и кислотными свойствами соответственно. Этим объясняются амфотерные свойства аминокислот, благодаря чему в клетке они играют роль буферных соединений.

Аминокислоты являются производными органических карбоновых кислот, где один из атомов водорода в углеводородном радикале кислоты замещен на аминогруппу, располагающуюся как правило, по соседству с карбоксильной группой (рис. 13).

В клетках и тканях организмов встречается около 170 аминокислот, в составе белков обнаруживается 26, но обычными компонентами белка являются лишь 20 аминикислот. Растения синтезируют все необходимые им аминокислоты. Животные же такой способностью не обладают, поэтому многие аминокислоты они получают с пищей, в готовом виде. Такие аминокислоты назывались *незаменимыми*. “Незаменимы” они лишь в том смысле, что организм животного не может их синтезировать (табл.7).

Недостаточное содержание этих аминокислот в пище человека или рационе животных приводит к нарушению биосинтеза белка, замедлению роста и развития организма, к различным заболеваниям. Введение в рацион 0,2 - 0,5% таких незаменимых аминокислот, как лизин, триптофан, треонин и метионин повышает продуктивность домашних животных.

Уникальность свойств каждой из аминокислот определяется строением радикала, или R группы (рис. 14). Так в простейшей аминокислоте глицине роль R играет атом водорода H, если R представляет собой метильную ($-CH_3$) группу, то образуется аминокислота аланин. Встречаются аминокислоты, у которых аминогруппа ($-NH_2$) заменена имминогруппой (=NH), такие кислоты называются *имминокислотами*, например пролин (табл.7).

Аминокислоты способны образовывать ряд химических связей с реакционноспособными группами, что крайне существенно для структуры и функции белков. Такие аминокислоты называются протеиногенными (образующими протеины, т.е.белки) им присуще одно из важнейших свойств - способность при участии ферментов образовывать полипептидные цены, соединяясь по амино- и карбоксильным группам. Связь, образованная по этим группам, называется *пептидной* и осуществляется она в результате конденсации аминокислот (рис.15).

Соединение, образующееся в результате конденсации двух аминокислот, представляет собой *дипептид*, много аминокислот соединяясь таким образом образуют *полипептид*.

Дисульфидные связи образуются окислением сульфгидрильных групп (-SH) групп (например, две молекулы цистеина).

При определенных значениях РН ионизированная аминогруппа может взаимодействовать с ионизированной карбоксильной группой, в результате чего возникает *ионная* связь:

$$|—COO^{-}H_3N^{+}—|$$

Часто возникающие при биохимических реакциях водородные связи очень слабы, но роль их в стабильности молекулярной структуры (например, структуры шелка) весьма значительна.

Лекция 3

Белки. Белки - это сложные органические соединения, состоящие из углерода, водорода, кислорода и азота. В некоторых белках содержится еще и сера. Молекулы белков - цепи, построенные из аминокислот, - очень велики; это макромолекулы, которые могут состоять из 50-1500 аминокислот.

На долю белков приходится 50-80 % сухой массы клеток. Белки, состоящие только из аминокислот, называются *простыми*. Полипептидная цепочка представляет собой *первичную структуру* белка. Сложные белки могут включать в полипептидные цепи нуклеиновые кислоты (нуклеопротеины), липиды (липидопротеины), углеводы (гликопротеины) и др.

Специфичность белков определяется набором аминокислот, их количеством и последовательностью расположения в полипептидной цепи. Замена одной-единственной аминокислоты в составе молекулы белка или изменение последовательности их расположения, как правило, приводит к изменению его функции. Аминокислотная последовательность закодирована в ДНК клетки, вырабатывающей данный белок. В организме человека встречается более 5 млн. различных белков, а в клетках бактерий - около 3 тысяч.

Свойства белков определяются также пространственным расположением полипептидных цепочек. В живой клетке полипептидные цепочки сложены или согнуты, приобретая вторичную или третичную структуру. *Вторичная структура* представляет спирально закрученную цепочку. Витки спирали белка удерживаются водородными связями, которые образуются между CO- и NH- группами, расположенными на соседних витках.

В результате дальнейшей укладки спирали возникает специфичная для каждого белка конфигурация, называемая *третичной структурой*. Она стабилизируется за счет связей между белковыми радикалами (R) аминокислотных остатков - ковалентными дисульфидными связями (-S-S - связи) между остатками цистеина, а также водородными, ионными и гидрофобными взаимодействиями.

В количественном отношении наиболее важны гидрофобные взаимодействия, обусловленные стремлением неполярных боковых цепей аминокислот объединяться друг с другом, а не смешиваться с окружающей их водной средой. При этом гидрофобные боковые цепи белка скрыты внутри молекулы, а гидрофильные боковые цепи выставлены наружу и соприкасаются с водой.

Биологическую активность белок проявляет только в виде *третичной структуры*. В некоторых случаях 2, 3, 4 и более белковых молекул с третичной организацией объединяются в один комплекс. Подобные агрегаты представляют собой *четвертичную структуру* белка. Белковые субъединицы при такой структуре химически не связаны друг с другом, однако вся структура достаточно прочна за счет действия слабых межмолекулярных сил.

Под влиянием различных химических и физических факторов происходит изменение третичной и четвертичной структуры белка вследствие разрыва водородных и ионных связей. Процесс нарушения нативной (естественной) структуры белка называется *денатурацией*. При этом наблюдается изменение формы, уменьшение растворимости белка, потеря ферментативной активности и т.д. Процесс денатурации обратим, т.е. возвращение нормальных условий среды сопровождается самопроизвольным восстановлением естественной структуры белка - это *ренатурация*. Отсюда следует, что все особенности строения и функционирования макромолекулы белка определяется его первичной структурой.

Функции белков в клетке весьма разнообразны. Важнейшими функциями белковых молекул является: структурная (строительная, пластинчатая), двигательная (движения мускулатуры, ресничек, органов растений и др.), транспортная (перенос кислорода, транспорт веществ в клетку через плазматическую мембрану и др.), защитная (образование антител-иммуноглобулинов), сигнальная (передача команд в клетку из внешней среды), регуляторная (поддержание постоянных концентраций веществ в клетке и в крови), ферментативные, или каталитические (регулируются биохимические процессы в организме) - таблица 8.

Белки служат также энергетическим материалом. При расщеплении 1г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии, необходимых для большинства жизненно важных процессов в клетке.

Ферменты (энзимы) - это специфические белки, присутствующие во всех живых организмах и выполняющие роль биологических катализаторов.

Катализаторы - вещества, ускоряющие химические реакции, которые без них протекают очень медленно.

Ферментативный катализ в живых организмах отличается от промышленного высокой степенью специфичности (фермент катализирует только одну реакцию или действует только на один тип связи). Например, фермент уреаза катализирует расщепление лишь одного вещества - мочевины ($H_2N - CO - NH_2 + H_2O \rightarrow 2\ NH_3 + CO_2$), не оказывая каталитического действия на структурно родственные соединения. Уреазу образуют бактерии, которые попадают на мочевину из воздуха и начинают здесь расти и размножаться. Об активности уреазы свидетельствует тот факт, что одна молекула этого фермента при комнатной температуре способна за одну секунду расщепить до 30 000 молекул мочевины. Есть ферменты, работающие быстрее уреазы, а есть такие, которые работают медленнее. Каталитическая активность фермента проявляется в момент связи со своим *субстратом*, т.е. веществом, на которое он действует. У фермента имеется активный центр. Форма и химическое строение этого центра таково, что с ним могут связываться только определенные субстраты. У некоторых ферментов в присутствии субстрата и у самого субстрата может изменяться конфигурация активного центра, все это направлено на обеспечение наибольшей каталитической активности и реакционности функциональных групп центра. При окончании химической реакции комплекс фермент-субстрат распадается на конечные продукты и свободный фермент.

Скорость ферментативных реакций зависит от природы и концентраций фермента и субстрата, температуры, давления, кислотности среды, наличия ингибиторов (вещества, снижающие активность фермента). Некоторые ферменты активны только в присутствии определенных неорганических или каких-нибудь малых органических молекул, некоторые сами не являются катализаторами. Такие вещества называют *кофакторами* или *коферментами*. Многие витамины служат коферментами. Витамины требуются человеку в очень малых количествах, т.к. коферменты, подобно самим ферментам, в химической реакции не разрушаются и могут использоваться вновь и вновь.

Современная классификация ферментов утверждена Международным биохимическим съездом (Москва, 1961). В основу классификации положен тип реакции, катализируемой данным ферментом.

По этому принципу все ферменты были разделены на шесть классов.

Оксидоредуктазы участвуют во всех процессах биологического окисления, осуществляя перенос атомов Н и О, например в дыхании: АН + В ↔ А + ВН (окисленный) или А + О ↔ АО (восстановленный).

Трансферазы катализируют перенос группы атомов (метильной, ацильной, фосфатной или аминогруппы) от одного вещества к другому. Например, под действием фосфотрансферазы происходит перенос остатков фосфорной кислоты от АТФ на глюкозу или фруктозу:

АТФ + глюкоза ↔ глюкоза - 6 - фосфат + АДФ.

Гидролазы ускоряют реакции расщепления сложных органических соединений на более простые путем присоединения молекулы воды в месте разрыва химической связи, т.е. путем гидролиза. К гидролазам относятся *амилаза* (гидролизует крахмал), *липаза* (расщепляет жиры) и др.:

$AB + H_2O = AOH + BH$

Лиазы катализируют негидролитическое присоединение к субстрату или отщепление от него группы атомов. При этом могут разрываться связи С-С, С - N, С-О, С- S. Например, отщепление карбоксильной группы декорбоксилазой:

Изомеразы осуществляют внутримолекулярные перестройки, т.е. катализируют превращение одного изомера в другой:

глюкоза - 6 - фосфат <=> глюкоза - 1 - фосфат.

Лигазы (синтетазы) катализируют процесс синтеза белка, используя АТФ и образовывая новые связи С-О, С-С, С - N, С- S. Примером служат ферменты валин - $_{Т}$РНК - синтетаза, под действием которого образуется комплекс валин - $_{Т}$РНК:

АТФ + валин + $_{Т}$РНК <=> АДФ + H_3PO_4 + валин - $_{Т}$РНК.

Большая часть ферментов связана с определенными клеточными структурами (ядро, митохондрии, пластиды, лизосомы и др.), где и осуществляются их функции.

Нуклеиновые кислоты. Нуклеиновые кислоты - это самые крупные из молекул, образуемых живыми организмами. Есть два вида нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая* (ДНК), содержащая гене-

тическую информацию, куда входит и информация о последовательности аминокислот в полипептидах (ДНК поэтому определяет структуру белков), и *рибонуклеиновая* кислота (РНК), участвующая в синтезе белков.

Макромолекулы нуклеиновых кислот открыты в 1869 г. швейцарским химиком Ф. Мишером в ядрах лейкоцитов, входящих в состав гноя. Впоследствии нуклеиновые кислоты были обнаружены в вирусах, бактериях, грибах, во всех растительных и животных клетках.

Мономеры, из которых строятся нуклеиновые кислоты, называются нуклеотидами. Каждый нуклеотид состоит из фосфатной группы, пятиуглеродного сахара (пентозы) и азотсодержащего основания, в молекуле которого имеется одно или два кольца (рис. 16). Известно большое число разновидностей ДНК и РНК, отличающихся друг от друга по строению и значению в метаболизме (от 1000 в бактериальной клетке и значительно больше у животных и растений).

Каждый вид организма содержит свой, характерный только для него, набор этих кислот. Около 99 % всей ДНК клетки локализуется в хромасомах клеточного ядра; содержится ДНК также в митохондриях и хлоропластах. РНК входит в состав ядрышек, рибосом, митохондрий, пластид и цитоплазмы.

Структура ДНК. Нуклеиновые кислоты, подобно белкам, обладают первичной структурой, под которой подразумевается нуклеотидная последовательность и трехмерной структурой. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, спирально закрученных одна относительно другой. Количество нуклеотидов в молекуле нуклеиновых кислот бывает разным - от 80 в молекулах транспортных РНК до нескольких десятков тысяч у ДНК. В состав любого нуклеотида ДНК входит одно из азотистых оснований (аденин, гуанин, цитозин, тимин). Все нуклеотиды отличаются по азотистым основаниям, между которыми имеется близкая, родственная связь. Цитозин, тимин и урацил относятся к пирамидиновым, а аденин и гуанин - к пуриновым основаниям.

В каждой полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой ковалентными связями, которые образуются между дезоксирибозой в молекуле ДНК (или рибозой в РНК) одного и остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида (рис. 17).

В парах образующихся *комплементарных* оснований аденин (А) соединяется только тимином (Т), а гуанин (Г) - с цитозином (Ц). В ре-

зультате у всякого организма число адениловых нуклеотидов равно числу тимидиловых, а число гуаниловых - числу цитидиловых. Эта закономерность получила название “правило Чаргаффа”. Цепи ДНК являются как бы зеркальным отражением одна другой. Комплементарность - это свойство, способствующее образованию новой молекулы ДНК на базе исходной. Таким образом, двойная спираль стабилизирована многочисленными водородными связями (две - между А и Т и три - между Г и Ц) и гидрофобными взаимодействиями. Диаметр спирали 2 нм, а ее шаг 3,4 нм; каждый виток содержит 10 пар нуклеотидов (рис. 18).

Репликация (*самоудвоение*) ДНК происходит перед каждым клеточным делением при абсолютно точном соблюдении нуклеотидной последовательности в полинуклеотидных цепях. В среде, где содержатся свободные нуклеотиды под действием ДНК - полимеразы (фермента) начинается временное раскручивание двойной спирали ДНК. Каждая одинарная цепь по принципу комплементарности (А и Т, Г и Ц) притягивает к своим нуклеотидным остаткам и закрепляет водородными связями свободные нуклеотиды, находящиеся в клетке. Таким образом, каждая нуклеотидная цепь выполняет роль *матрицы* для новой комплементарной цепи. В итоге образуются две молекулы ДНК, у каждой из которых одна половина происходит от родительской молекулы, а другая вновь синтезированной. Причем новые цепи сначала синтезируются в виде коротких фрагментов, которые затем сшиваются в длинные цепи специальным ферментом. Результатом репликации являются две новые молекулы ДНК, представляющие собой точную копию исходной молекулы (рис. 19).

РНК в отличие от ДНК бывает преимущественно одноценочечной. Две формы РНК - транспортная ($_{\text{Т}}$РНК) и рибосомная ($_{\text{Р}}$РНК) - обладают довольно сложной структурой. третья форма - это информационная, или матричная РНК ($_{\text{М}}$РНК). Все эти формы участвуют в синтезе белка и будут рассмотрены нами ниже.

Между ДНК и РНК имеются отличия по строению, по расположению в клетке, по свойствам и выполняемым функциям (табл. 9).

Таблица 9

Сравнительная характеристика ДНК и РНК

Признаки	ДНК	РНК
Строение макромолекулы	Двойная спираль: две полинуклеотидные цепочки спи-	Одинарная полинуклеотидная цепочка

	рально закручены одна относительно другой	
Мономеры	Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды
Состав нуклеотида	Азотистое основание (аденин, гуанин, тимин, цитозин); дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты	Азотистое основание (аденин, гуанин, урацил, цитозин); рибоза и остаток фосфорной кислоты
Типы нуклеотидов	Адениловый (А), гуаниловый (Г), тимидиловый (Т), цитидиловый (Ц)	Адениловый (А), гуаниловый (Г), уридиловый (У), цитидиловый (Ц)
Свойства	Способна к репликации (самоудвоению)	Не способна к репликации. Лабильна
Местонахождение в клетке	Ядро, митохондрии, хлоропласты	Ядро, цитоплазма, рибосомы, митохондрии, хлоропласты
Функции	Хранитель наследственной информации	Информационная и тнаспортная РНК принимают участие в синтезе белка

Низкомолекулярные *транспортные* РНК составляют всего 10 % от всего количества клеточной РНК. Каждая $_{Т}$РНК присоединяет и переносит к месту синтеза белка (к рибосомам) только определенную аминокислоту (например, лизин). Следовательно, существует намного больше двадцати различных $_{Т}$РНК, которые различаются по своей первичной структуре (имеют различную последовательность нуклеотидов).

Рибосомные РНК составляют до 85 % всех РНК клетки. В составе рибосом они выполняют структурные функции и участвуют в формировании активного центра рибосомы, в котором образуются пептидные связи между молекулами аминокислот в процессе биосинтеза белка.

Информационные, или матричные, РНК программируют синтез белков клетки. Содержание их в общей массе РНК клетки всего около 5 %, но по значению $_{И}$РНК стоят на первом месте, т.к. они осуществляют непосредственную передачу кода ДНК для синтеза белка. Каждый белок клетки кодируется специфической $_{И}$РНК. Это обусловлено тем, что $_{И}$РНК получают во время своего синтеза часть информации о структуре белка от ДНК в форме скопированной последовательности нуклеотидов и переносят ее на рибосомы, где эта информация осваивается и реализуется.

АТФ или аденозинтрифосфат - это богатый энергией жизненно важный нуклеотид. Несравнимо велика роль АТФ в обмене энергии в клетке. С помощью АТФ клетка движется, вырабатывает тепло, избавляется от отходов, осуществляет активный транспорт веществ, синтезирует новые белки и делает многое другое.

Располагая достаточным количеством АТФ, клетка может даже синтезировать питательные вещества, представляющие собой одну из форм запасенной энергии (фотосинтез), которая в определенный момент может превратиться снова в АТФ. Роль этого нуклеотида в экономике живого можно представить схематически в следующем виде:

Солнечная энергия → АТФ === органические вещества рост, размножение, движение и т.д.

При *фотосинтезе* происходит улавливание и запасение солнечной энергии в молекулах органических веществ, а при *дыхании* - расщепление молекул питательных веществ с высвобождением заключенной в них энергии. В конечном итоге значения этих двух процессов определяется тем, что они поставляют энергию для синтеза АТФ.

В молекуле АТФ имеется две высокоэнергетические фосфатные связи. Во время их разрыва высвобождается гораздо больше энергии, чем при разрыве других ковалентных связей. Обычно клетка извлекает энергию из АТФ, отрывая от его молекулы лишь одну концевую фосфатную группу с образованием АДФ (аденозиндифосфаты) и свободного неорганического фосфата (Фн):

АТФ → АДФ + Фн + энергия

Молекула АТФ состоит из азотистого основания (аденина) пятиуглеродного сахара (рибозы) и трех остатков фосфорной кислоты. В приведенной формуле высокоэнергетические связи (макроэргические) обозначены символом ~ :

В шестидесятые годы был открыт процесс, в результате которого образуется большая часть АТФ. Этот процесс получил название химиоосмос.

Образование АТФ из АДФ происходит путем фосфорилирования:

АДФ + H_3PO_4 + 40 кДж → АТФ + H_2O,

при этом затрачивается больше энергии, чем ее высвобождается при разрыве макроэргических связей.

Лекция 4

Генетический код - это нуклеотидная последовательность ДНК. “Генетический код” определяет последовательность аминокислот в белке. Перенос генетической информации от ДНК через РНК к полипептидам и белкам называют *экспрессией* (проявлением) генов. Здесь под геном подразумевается участок молекулы ДНК. Имеются в ДНК и участки, регулирующие активность других генов - это регуляторные участки (гены), оказывающие влияние на синтез белка.

Каждое сообщение в ДНК закодировано специфической последовательностью из четырех знаков - А, Г, Т, Ц, каждый из которых соответствует определенному нуклеотиду. Код является триплетным, т.е. каждая аминокислота кодируется известным сочетанием из трех расположенных рядом нуклеотидов (*кодон*). Легко подсчитать, что число возможных комбинаций из четырех нуклеотидов по три составит 64, чего более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот, входящих в состав белка.

Выяснилось, что *код является множественным*, т.е. одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кадонами-триплетами (от 2 до 6) в то же время как каждый триплет кодирует только одну аминокислоту, например: фенилаланин - УУУ, УУЦ; серин - УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ. Кроме этого *код является неперекривающимся*, т.е. один и тот же нуклеотид не может входить одновременно в состав двух соседних триплетов. Правильное считывание кода с иРНК обеспечивают стартовые кодоны (триплеты) *АУГ и ГУГ*. Известно, что число кодонов для аминокислот равно 61, т.к. три триплета и 64 не кодируют никаких аминокислот - УАА, УАГ, УГА - это стоп-сигналы, обрывающие синтез белка.

Синтез белка. Структура любой белковой молекулы закодирована в ДНК , которая непосредственного участия в ее синтезе не принимает, а служит лишь матрицей для синтеза иРНК.

Процесс биосинтеза белка осуществляется на рибосомах, расположенных преимущественно в цитоплазме. Посредником между рибосомами и ДНК выступает иРНК. Процесс синтеза на одной из цепей матричной ДНК молекулы иРНК на основе принципа комплементарности называется *транскрипцией*, или *переписыванием*:

В состав РНК вместо
азотистого основания тимина (Т),
входящего в ДНК входит уроцил (У).

На специальных генах синтезируются и два других типа РНК - тРНК и рРНК.

Рибосомы - это сферические гранулы диаметром 15-35 нм, являющиеся местом синтеза белка из аминокислот. Они обнаружены в клетках и прокариот и эукариот. Они могут находиться на поверхности мембраны ядра, эндоплазматического ретикулума в митохондриях и хлоропластах.

Схематическое строение рибосом показано на рис. 20. Очень важную роль в рибосомах играют ионы магния (Mg), которые удерживают рядом две разные субъединицы.

Комплекс из иРНК и рибосом называется *полисомой*. Именно на полисомах происходит синтез белка, или т*рансляция*. Трансляция начинается со стартового кодона АУГ. Отсюда каждая рибосома прерывиста, триплет за триплетом движется вдоль молекулы иРНК, в результате полипептидная цепь растет. Число аминокислот в таком белке равно числу триплетов иРНК.

Благодаря определенному расположению комплементарных нуклеотидов цепочка тРНК по форме напоминает лист клевера. При этом каждая тРНК имеет акцепторный конец, к которому крепится *активированная аминокислота*. Активацию аминокислот осуществляют специфические ферменты *аминоацил-тРНК-синтетазы,* т.е. для каждой аминокислоты существует свой фермент. Активация способствует АТФ, поэтому комплекс является тройным и называется активной аминокислотой.

В противоположной части молекулы тРНК располагается специфический триплет (антикодон), ответственный за присоединение по принципу комплементарности к определенному триплету и РНК (кодону), все это осуществляется сначала на малой субъединице рибосомы.

Следовательно, роль нуклеиновых кислот в биосинтезе белка заключается в преобразовании генетической информации, представленной в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в структуре молекулы иРНК и последующем синтезе на этой основе белков из аминокислот.Синтезированные белки поступают в каналы эндоплазматической ретикулума, по которым транспортируются к определенным участкам клетки. Синтез белковых молекул происходит непрерывно и идет с большой скоростью: в одну минуту образуются от 50 до 60 тысяч пептидных связей. Синтез одной молекулы длится всего 3-4 с. В

результате половина белков нашего тела (около 17 кг) обновляется за 80 дней. За всю жизнь человек обновляет весь свой белок около 200 раз.

Диференцировка и развитие клеток. Проблема дифференцировки сводится к следующему: каким образом клетки, происходящие от одного оплодотворенного яйца, приобретают в результате дифференцировки разные белки? Именно от присутствия в клетке белков зависит, какие биохимические реакции могут протекать в ней, какие вещества будут легко проходить через ее мембрану, будет ли клетка подвижной или нет и другие ее свойства.

Данные, которыми в настоящее время располагают ученые, позволяют считать, что дифференцировка клеток обусловлена тем, что вследствие различий в их цитоплазме их гены включаются или выключаются в разных комбинациях. Это удалось доказать при помощи экспериментов с пересадкой ядер из одних клеток в другие. Например, ядра из клеток кишечника головастиков пересаживали в яйцеклетки лягушки и при этом из многих яйцеклеток развивались взрослые лягушки.

Одно из самых убедительных доказательств того, что в процессе развития эукариот разные гены включаются в строго определенной последовательности, получено при изучении дифференцировки поджелудочной железы у мышей. Вещества, специфичные для клеток поджелудочной железы этих групп грызунов, появляются во время зародышевого развития мыши в строго определенной последовательности. При подавлении синтеза РНК дифференцировка не происходит.

Рак. При нарушении регуляции клеточной активности возникает аномальный рост клеток и нарушается клеточное деление, что приводит к образованию *опухолей*. Различают доброкачественные опухоли, вроде обычных бородавок и фибромы матки. Опухоль может быть и злокачественной. Ее рост становится не контролируемым, она разрушает соседние ткани и в конце концов наступает смерть. Злокачественную опухоль нередко называют “раком”.

Раковые клетки в отличие от нормальных имеют *три главных признака:*

1. они быстро делятся;
2. слабо сцеплены друг с другом;

3. утрачивают часть признаков, приобретенных их родительскими клетками в процессе дифференцировки, и становятся похожи на слабодифференцированные клетки зародыша.

Точная природа рака не известна, однако установлено, что определенные виды рака вызываются вирусами.

Исследования на ряде видов животных дают основания считать, что есть концерогенны способные вызвать рак, активизируя латентные вирусы (рис. 21).

Большинство опухолей человека - это клеточные клоны, т.е. группы клеток с идентичным генетическим материалом, являющиеся потомками исходной раковой клетки.

1.4. Структурные компоненты клетки

Как известно, одноклеточные и многоклеточные организмы делятся на две группы: *прокариоты* и *эукариоты*. Первая группа - это бактерии и цианобактерии, вторая - протисты, грибы, растения и животные.

Клетки прокариот отличаются простым строением. В них нет истинного ядра, ядрышек и хромосом. Вместо клеточного ядра есть его эквивалент - *нуклеоид*. Нуклеоид - кольцевая молекула ДНК с небольшим количеством белка, лишенная оболочки. Именно этот признак лежит в основе деления организмов на прокариотические (доядерные) и эукариотические (ядерные). Прокариотические клетки не имеют внутренних мембран, кроме *впячиваний плазмолеммы*. Это значит, что у них нет окруженных мембраной таких органелл, как митохондрии, эндоплазматическая сеть, хлоропласты, лизосомы и комплекс Гольджи, вакуоли, имеющиеся в эукариотических клетках. Присутствуют лишь более мелкие, чем в клетках эукариот, рибосомы.

Клеточная стенка прокариот жесткая, часто покрыта слизистой капсулой. Основной строительный материал клеточной стенки - *муреин*, молекулы которого представляют собой полисахаридные цепи, связанные короткими цепями пептидов. Плазматическая мембрана образует впячивания внутрь цитоплазмы - *мезосомы*. Мембраны мезосом содержат на поверхности окислительно-восстановительные ферменты, а у бактерий - бактериохлорофилл, у цианобактерий - хлорофилл и фикобиллины. Благодаря этому прокариотические мембраны могут выполнять функции хлоропластов, митохондрий.

Эукариотические клетки имеют более сложное строение (рис. 22, 23). Прежде всего - они разделены многочисленными внутренними мембранами, образующими *отсеки*, или *компартменты*. Компартменты - реакционные пространства, в которых независимо друго от друга и одновременно протекают химические реакции.

Такие органеллы как рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты и хромосомы имеют *немембранное происхождение*.

Хлоропласты, митохондрии, как и клеточное ядро, имеют двойную мембрану, ограничивающую их от остальной цитоплазмы. И митохондрии и хлоропласты выполняют, в основном, энергетические функции, но пути получения и превращения энергии у них различные.

Мембранные системы цитоплазмы клеток эукариот - это эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи - участвуют в синтезе и упаковке макромолекул.

Несмотря на сходство по строению и химическому составу клетки эукариот из различных царств, живой природы имеют существенные отличия (табл. 10).

Таблица 10

Сравнительная характеристика эукариотических клеток различных типов

Признаки	Клетки			
	протист	грибов	растений	животных
Клеточная стенка	У многих имеется	В основном из хитина	Из целлюлозы	Нет
Крупная вакуоль	Бывает редко	Есть	Есть	Нет
Хлоропласты	Бывают часто	Нет	Есть	Нет
Способ питания	Авто- и гетеротрофное	Гетеротрофное	Автотрофное	Гетеротрофное
Центриоли	Бывают часто	Бывают редко	Только у некоторых мхов и папоротников	Есть
Резервный питательный углевод	Крахмал, гликоген, парамилон, хризоламинарин	Гликоген	Крахмал	Гликоген

Одной из основных особенностей всех эукариотических клеток является изобилие и сложность строения внутренних мембран.

Одна из важнейших задач любого живого существа (клетки или многоклеточного организма), - получение необходимых для жизни веществ, т.е. пищи, воды и кислорода. Одновременно организм дол-

жен избавляться от различных отходов жизнедеятельности, например, таких, как двуокись углерода (CO_2).

Все содержимое клетки покрыто тонкой пленкой, которая называется *плазматической мембраной*, или *клеточной мембраной* (*плазмолемма*).

В процессе жизнедеятельности клетка должна непрерывно поддерживать оживленный, но строго регулируемый обмен со средой. Регулирование этого обмена осуществляется клеточной мембраной.

Клеточная мембрана - наиболее постоянная, основная, универсальная для всех клеток система поверхностного аппарата. Это тончайшая (6-10 нм) довольно плотная пленка, покрывающая всю клетку, образованная молекулами фосфолипидов и белков, удерживающихся между собой нековалентными взаимодействиями. Белки и гликопротеины погружены в двойной слой липидных молекул, полярные концы которых обращены наружу, а неполярные вглубь мембраны (рис. 24).

Липидный слой не является сплошным, в нем есть поры, через которые проходят водорастворимые вещества. На поверхности всех эукариотических клеток имеются углеводы. Они ковалентно присоединяются к мембранным белкам (гликопротеины) и в меньшей степени к липидам (гликолипиды). Полисахаридный слой толщиной от 10 до 20 нм, покрывающий сверху плазмолемму животных клеток, получил название *гликокалике*.

Сахара могут в составе плазмолеммы функционировать как информационные молекулы (подобно белкам и нуклеиновым кислотам). Белки участвуют в обеспечении транспорта определенных молекул внутрь клетки или из нее, осуществляют структурную связь цитоскелета с клеточными мембранами или же служат в качестве рецепторов для получения и преобразования химических сигналов из окружающей среды.

Четкая структурная организация и упорядоченность плазмалеммы обусловливают такую жизненно важную функцию, как *полупроницаемость*, т.е. избирательную способность, при которой одни вещества проходят через нее легче, чем другие. Известно, что вещества, способные растворяться в липидах, могут проходить через мембрану, просто-напросто растворяясь в ней. Однако перемещение ионов и небольших органических мономеров, вроде глюкозы и аминокислот происходит гораздо быстрее, чем можно было бы ожидать от полярных молекул, растворяющихся в тонком слое липида. Имеются дока-

зательства, что эти вещества вводятся в клетки (или выводятся из них) специальными переносчиками, содержащимися в клеточной мембране.

Существует четыре основных механизма поступления веществ в клетку или выхода из нее: диффузия, активный транспорт, эндо- или экзоцитоз и осмос.

Диффузия. Перемещение веществ, движущей силой которого является градиент концентраций, называется диффузионным, а процесс - диффузией. При этом молекулы веществ стремятся переходить из области более высокой концентрации в область более низкой концентрации.

При облегченной диффузии переносчик делает мембрану более проницаемой. Примером облегченной диффузии может быть перенос глюкозы в клетки печени и из них. При этом работают одни и те же переносчики.

Активный транспорт - это сопряженный с потреблением энергии перенос молекул или ионов через мембрану *против градиента концентраций*. При затрате АТФ необходимый растению K^+, например, может проникнуть в клетки корня даже в том случае, когда его концентрация в почвенном растворе в 100 раз ниже, чем в клеточном соке. Катион Na+, менее нужный растению выводится из клетки даже при более высокой его концентрации в окружающей среде. Механизм активного поглощения существует только для ионов питательных веществ. Значит, клетка имеет избирательную способность к различным ионам.

Эндоцитоз и экзоцитоз. Эндоцитоз и экзоцитоз - это два активных процесса посредством которых различные материалы транспортируются через мембрану либо в клетку (эндоцитоз), либо из клетки (экзоцитоз).

Различают два типа эндоцитоза: фогоцитоз (поглощение твердых частиц) и пиноцитоз (поглощение жидкостей).

Путем фаго- и пиноцитоза осуществляются такие процессы как защитные реакции организма (лейкоциты поглощают чужеродные частицы), транспорт (клетки почечных канальцев всасывают белки из первичной мочи), питание гетеротрофных протист (рис. 25). Экзоцитоз - процесс обратный эндоцитозу, например, из пищеварительных вакуолей удаляются оставшиеся непереваренными плотные частицы, а

из секреторных клеток путем “пиноцитоза наоборот” выводится их жидкий секрет.

Осмос - это переход молекул растворителя из области с более высокой их концентрацией в область с более низкой концентрацией через полупроницаемую мембрану. Во всех биологических системах растворителем служит вода. Коротко говоря осмос - это диффузия воды.

Если клетку поместить в гипотонический раствор, то создается градиент водного потенциала: снаружи концентрация воды будет значительно больше чем внутри. В силу этого вода поступает внутрь клетки по градиенту своей концентрации, мембрана пропускает избирательно только молекулы воды. В гипертоническом (более концентрированном извне) растворе вода под действием осмотических сил выходит из клетки. Эритроциты в таком растворе сморщиваются, а в растительной клетке наблюдается уменьшение вакуоли, и цитоплазма отстает от клеточной стенки (явление плазмолиза). Это явление лежит в основе завядания растений. При наличии градиента концентраций движение воды через полупроницаемую мембрану можно приостановить, приложив к раствору определенное внешнее давление - *осмотическое давление* (P). Более концентрированный раствор обладает большим осматическим давлением по сравнению с разбавленым и сильнее поглощает воду. Следовательно, чем выше концентрация раствора, тем большую силу надо приложить для того, чтобы воспрепятствовать проникновению воды в раствор (внутрь или наружу) через мембрану. Иначе говоря, осмотическое давление определяется числом частиц в единице объема растворителя.

В результате более высокой концентрации ионов и молекул различных соединений в растительной клетке, чем вне ее, создается *сосущая сила* (S), которая приводит к поглощению воды извне. Клетка вследствие этого набухает и создается внутреннее давление на стенку клетки - *тургорное давление* (T). Тургорному давлению противодействует равное по величине механическое давление клеточной стенки (оболочки), направленное внутрь клетки. По мере поступления воды в клетку осмотическое давление клеточного сока и сосущая сила уменьшаются, а тургорное давление нарастает до тех пор, пока они не уравновесят друг друга. После этого поглощение воды прекращается. Эта зависимость выражается следующим уравнением $S = P - T$. При полном плазмолизе тургор равен нулю, а сосущая сила клетки равна

всей величине ее осмотического давления. В случае полного насыщения клетки водой тургорное давление равно осмотическому (Р = Т), вследствие чего сосущая сила будет равна нулю (Р - Т = О), и поступления воды в клетку прекращается.

Лизосомы. Очень важной оргонеллой эукариотической клетки является лизосома (от слова lisis - расщепление и soma - тело). Лизосомы обнаруживаются, в основном, в тех животных клетках, которые обладают способностью к фагоцинозу. Они представляют собой простой мембранный мешочек, заполненный пищеварительными ферментами (гидролитическими). Выполняют много функций, всегда связанных с распадом каких-либо структур или молекул, например, *автофагия*. Автофагия - процесс ведущий к образованию вторичной лизосомы, или *автофагической вакуоли*, в которой ненужные клетки перевариваются благодаря присоединившейся лизосоме.

Автолиз - это саморазрушение клетки, наступающее в результате высвобождения содержимого ее лизосом.

Цитоскелет клетки (каркас) - совокупность структурных элементов, таких как микротрабекулярная система, микротрубочки и микрофиламенты.

Микротрабекулярная система представляет собой сеть из мелких фибрилл (микротрабекул) толщиной 2-3 нм, пересекающих цитоплазму в различных направлениях. Микротрабекулы - комплекс из разных белков.

Система микротрубекул разделяет цитоплазму как бы на две фазы: полимерную, богатую белками, и жидкую - в промежутках между трабекулами.

Микротрубочки содержатся во всех эукариотических клетках и представляют собой полые неразветвленные цилиндры диаметром около 30 нм.

Микротрибекулярная система вместе с трубочками выполняют опорную функцию в клетке, придавая ей определенную форму. Они образуют веретено деления и обеспечивают расхождение хромосом к полюсам клетки. Перемещение хромосом (хроматид) осуществляется благодаря способности микротрубочек скользить одна по другой с использованием энергии АТФ. Микротрубочки отвечают также за перемещение клеточных органелл в нужные места.

Микрофиламенты представляют собой тонкие нити, встречающиемя по всей цитоплазме. Большее количество составляют нити из

белка актина, миозиновых нитей значительно меньше. Взаимодействие этих двух белков лежит в основе сокращения мышц. Микрофиламенты активно взаимодействуют с микротрубочками поверхностного слоя цитоплазмы и с плазмалеммой и обеспечивают двигательную активность цитоплазмы. Считается также, что они участвуют в делении клеток животных, эндоцитозе и обеспечивают амебоидное движение.

1.5. Энергетическая система клетки

Формы существования энергии разнообразны - световая, химическая, тепловая, электрическая, механическая, звуковая.

Согласно *первому закону термодинамики* формы энергии взаимопревращаемы. Из *второго закона* следует, что при всяком переходе из одной формы в другую часть энергии утрачивает способность производить полезную работу - определенная доля энергии переходит в бесполезное тепло. Эта энергия, более уже не способная, производить полезную работу, характеризуется величиной, которая получила название энтропия; при любом превращении энергии *энтропия* возрастает.

Простейшим примером превращения энергии может быть возгорания спички. Когда мы чиркаем спичкой, ее химическая энергия превращается сразу в тепловую, световую и звуковую.

Вся живые организмы можно рассматривать как работающие машины, которые не могут работать и оставаться живыми без постоянного притока энергии.

В живых клетках совершаются различного рода работы, например:

1) химический синтез веществ, необходимых для роста и восстановления тканей;
2) активный транспорт веществ в клетку и из нее;
3) электрическая передача нервных импульсов;
4) механическое сокращение мышц (движение);
5) поддержание постоянной температуры тела (у птиц и млекопитающих);
6) биолюминесценция, т.е. излучение света (светлячки, некоторые глубоководные морские животные).
7) электрические разряды (у электрического угря и ската). Для выполнения этих работ требуется определенное количество энергии.

Классифицировать организмы можно по главным источникам углерода и энергии, которые они используют. Этими источниками являются питательные вещества - органические молекулы, в которых содержится химическая энергия, заложенная в связях между их атомами.

Хотя энергия существует во многих формах, для живых существ пригодны только две из них, а именно - *световая и химическая* энергия.

Те организмы, которые синтезируют все необходимые им вещества за счет энергии света, называются *фототрофами* (греч. photos - свет, troph- пища, питание), а те, которым для этих целей нужна химическая энергия, - *хемотрофами*. Для фототрофов характерно наличие пигментов, которые поглощают энергию света и превращают ее в химическую энергию. Процесс фототрофного питания называется *фотосинтез*.

Кроме того, организмы, живущие за счет неорганического источника углерода (CO_2), называются *автотрофами* (греч. autos - сам), а организмы, использующие органический источник углерода, - *гетеротрофами* (греч. heteros - другой).

Во взаимодействиях между организмами, использующими разные источники энергии, выявляется еще один очень важный принцип, а именно то, что хемотрофные организмы целиком зависят от фототрофных, которые поставляют им энергию, а гетеротрофные организмы полностью зависят от автотрофов, снабжающих их соединениями углерода (табл. 11). Самыми важными группами являются фотоавтотрофы (к которым относятся все зеленые растения) и хемогетеротрофы (все животные и грибы).

Хлоропласты, их строение и функции. Важнейший для всего живого процесс преобразования энергии поглощенного света в химическую энергию органических веществ, синтезируемых из CO_2 и H_2O (фотосинтез), осуществляется в зеленых пластидах - хлоропластах. Хлоропласты рассеяны в цитоплазме клетки, их число варьирует от одного (как у Chlamydomonas и Chlorella) примерно до 100 (в полисадных клетках мезофилла). Их форма и размеры очень разнообразны. У высших растений хлоропласты на срезе обычно имеют двояковыпуклые формы, сверху же выглядят округлыми. Диаметр хлоропластов около 3-10 мкм и они хорошо видны в световой микроскоп.

Хлоропласты имеют двойную оболочку, состоящую из внутренней и наружной мембраны (рис.26).

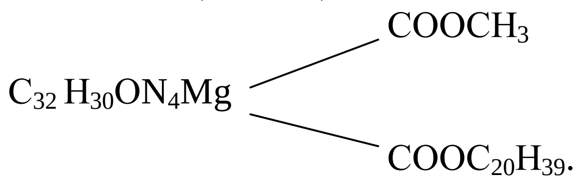
Под внутренней мембраной содержится гомогенная среда, или строма (матрикс). В строме рассредоточены белки, липиды, ДНК (кольцевая молекула), РНК, рибосомы и запасные вещества (липиды, крахмальные и белковые зерна), ферменты, участвующие в фиксации CO_2. Внутренняя мембрана образует утолщенные замкнутые выпячивания - *тилакоиды*, которые имеют форму дисков. Располагаясь, друг под другом (стопкой) несколько тилакоидов образуют *грану*. В мембранах тилакоидов содержится светочувствительные пигменты, а также переносчики электронов и протонов - фотосинтетические мембраны. Биохимические системы синтеза и превращения углеводов функционируют в строме хлоропластов. В ней же откладывается крахмал.

В растениях встречаются пигменты трех основных типов - *хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины*. Хлорофиллы являются основными пигментами, т.к. принимают непосредственное участие в процессе фотосинтеза.

В 1883 г. немецкий ученый Т.Энгельман доказал важную роль хлорофилла, поместив водоросль спирогиру на предметное стекло вместе с бактериями, которым требовался кислород, и рассматривал их под микроскопом; при этом луч света, отразившись от зеркала микроскопа, разлагался с помощью призмы на спектр, так что отдельные части хлоропласта освещались светом с разной длиной волны. Бактерии скапливались в участках, освещавшихся красным и синим светом, т.е. там, где больше кислорода. Хлорофилл окрашивает хлоропласты в зеленый цвет, потому что поглощает красный и синий свет в областях спектра и отражает зеленые лучи, которые и воспринимаются нашим глазом.

Каротиноиды и фикобилины называются вспомогательными пигментами потому, что поглощенную энергию квантов света они передают на хлорофилл а, кроме того, каротиноиды могут защищать молекулу хлорофилла от избыточного фотоокисления на ярком свету. Хлорофилл а имеет голубовато-зеленый цвет, хлорофилл б - желтовато-зеленый. Первый имеется у всех фотосинтезирующих организмов, способных к выделению кислорода, второй (б) обнаружен в листьях высших растений и в зеленых водорослях, причем его содержание почти втрое меньше содержания хлорофилла а.

По химическому строению хлорофилл - это сложный эфир двухосновной хлорофиллиновой кислоты и двух остатков спиртов - фитола ($C_{20}H_{39}OH$) и метанола (CH_3OH):



Хлорофилл а

Хлорофилл в клетке уложен между белковым и липидным слоями.

*Каротиноид*ы - это желтые или оранжевые пигменты, найденные во всех фотосинтезирующих клетках. Осенью, при разрушении хлорофилла, именно они придают листьям характерную осеннюю окраску. По химическому строению каротиноиды делятся на каротины и ксантофилы.

Цианобактерии и красные водоросли содержат *фикобилины*. Известны три класса фикобилинов: *фикоэритрины*, *фикоцианины и аллофикоцианины*. Красные фикоэритрины поглощают свет в середине видимой области спектра (490, 546 и 576 нм), что позволяет красным водорослям, живущим глубоко под водой, осуществлять фотосинтез, пользуясь слабым голубовато-зеленым светом. Чем глубже обитают красные водоросли, тем больше они содержат фикоэритрина.

Голубые пигменты фикоцианины содержаться у цианобактерий, живущих на поверхности водоемов и на суше.

Фотосинтез. Процесс фотосинтеза представляет собой цепь окислительно-восстановительных реакций, совокупность которых принято подразделять на 2 фазы - световую и темновую.

Световая фаза процесса фотосинтеза - это та его часть, где световая энергия используется для того, чтобы, в конечном счете, заставить электроны переходить от одного переносчика к другому по электротранспортной цепи. Именно этот поток электронов обуславливает превращение световой энергии в химическую, запасенную в 2 формах: в виде АТФ и в виде особых переносчиков водорода. Перенос ионов

H^+ и электронов через мембрану тилакоидов получил название химиоосмос.

Пигмент хлорофилл обладает особым свойством: когда он поглощает единицу световой энергии, один из его электронов переходит на более высокий энергетический уровень, т.е. оказывается в возбужденном состоянии и может оторваться от молекулы (“убежать”). Затем этот электрон передается от одного переносчика к другому и, будучи богатым энергией с помощью акцепторов поступает в электротранспортную цепь (ЭТЦ). В любом количестве воды некоторое число ее молекул диссоциированно на ионы H^+ и OH^-. Оторвавшийся электрон соединяется с другим электроном, также передающимся по цепи и оба они и ион водорода присоединяются к молекуле переносчика, которым является $НАДФ^+$ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), переходящий при этом в свою восстановленную форму, $НАДФ{\cdot}Н + Н^+$:

$$НАДФ^+ + 2H^+ + 2e^- \longrightarrow НАДФ{\cdot}Н + H^+.$$

Следовательно, активизированные световой энергией электроны используются на присоединение атома водорода к его переносчику, т.е. на восстановление НАДФ, который с наружной поверхности фотосинтетической мембраны переходит в строму.

Утраченные молекулой хлорофилла электроны замещаются путем разложения воды внутри тилакоидов, т.е. путем фотохимического окисления воды (*фотолиза*):

$$2H_2O \longrightarrow 4e^- + 4H^+ + O_2$$

Ионы водорода остаются внутри тилакоида и пополняют H^+ резервуар (рис. 27). Этот H^+ резервуар служит затем источником энергии для синтеза АТФ из АДФ и Фн. Проходя по каналам, имеющимся в мембране тилакоида, ионы H^+ попадают на наружную поверхность мембраны, где в АТФ фазе и синтезируется АТФ. Синтезированный АТФ далее переходит в строму. Кислород, образующийся при фотолизе воды, является побочным продуктом фотосинтеза и может использоваться растительными клетками для дыхания или выделятся в окружающую среду.

Темновая фаза фотосинтеза осуществляется в результате уже поставленных в строму хлоропласта НАДФ·Н + H^+ и АТФ, синтезированных в световой фазе. На этой фазе, без участия света, происходит серия реакций, приводящих к восстановлению CO_2 до уровня органических молекул. Это восстановление начинается с фиксации молекул диоксида углерода молекулами пятиуглеродного сахара рибулозодифосфата (РДФ). При взаимодействии РДФ с CO_2 образуется сначала слабое шестиуглеродное соединение (C_6), которое под действием ферментов распадается на 2 трехуглеродные молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК). Дальнейшее превращение ФГК требует участия продуктов световой фазы фотосинтеза.

В конечном итоге через ряд промежуточных соединений образуются, прежде всего, шестиуглеродные сахара, а затем другие органические соединения (амино- и органические кислоты, нуклеотиды, спирты в т.ч. глицерол и др.):

$$CO_2 + C_5 \longrightarrow C_6 \longrightarrow 2C_3$$

$$2C_3 + АТФ + НАДФ{\cdot}Н + H^+ \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + \underline{АДФ} + \underline{НАДФ^+} + \underline{H_3PO_4}$$

Важно также то, что высвободившиеся в процессе фиксации углерода АДФ, Фн и $НАДФ^+$ возвращаются на поверхность фотосинтетических мембран и здесь вновь превращаются в АТФ и НАДФ·Н + H^+ (рис. 27).

Следует отметить, что на определенном этапе суть молекул ФГК может оказаться различной и часть этих трехуглеродных конечных продуктов превращается в новые молекулы РДФ. Процесс фиксации углерода по существу представляет собой цикл (рис.28). Его называют C_3^- циклом (по C_3 - продуктом) или циклом Кальвина, в честь ученого, открывшего этот процесс.

Если объединить реакции световой и темновой фазы, исключив все промежуточные этапы, то получим суммарное уравнение процесса фотосинтеза:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{хлорофилл}]{\text{свет}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Общебиологическое значение фотосинтеза в том, что этот процесс является практически единственным источником свободного кислорода на Земле, необходимого для подавляющего большинства живых существ. Из кислорода образовался озоновый экран, защищающий живые организмы от жесткой коротковолновой (до 290 нм) ультрафиолетовой радиации, губительно действующей на все живое. В процессе фотосинтеза образуется громадное количество органических веществ являющихся пищей для гетеротрофных организмов.

Наземные растения ежегодно извлекают из атмосферы 20 млрд.т углерода в форме CO_2. Все растительные сообщества, включая морские водоросли - около 150 млрд.т. При этом ежегодно расходуется 3 % CO_2 атмосферы и 0,3 % CO_2 морской воды (такое же количество CO_2 выделяется при дыхании и брожении всех живых организмов на Земле).

Одно из потенциально возможных применений фотосинтеза - это использование его как альтернативного источника энергии вместо истощающихся запасов нефти и газа. Сейчас делаются попытки смоделировать те первые этапы фотосинтетического процесса у растений, когда за счет энергии света (солнечного излучения) вода расщепляется на водород и кислород. При этом водород можно было бы использовать как топливо, а продуктом сгорания была бы вода.

Экологические аспекты фотосинтеза проявляются в том, что у растений, растущих в разных местообитаниях, выработались в процессе эволюции различные типы фотосинтеза - результат адаптации к среде. Диоксид углерода, поглощенный при фотосинтезе, поступает в листву через отверстия, называемые устьицами. Если листья растений теряют воду быстрее, чем корни подают ее из почвы, то растения начинают увядать. Устьица при этом несколько прикрываются, что уменьшает потерю воды, но одновременно и уменьшается поступление CO_2 в листья. Между тем в цикле (C_3) Кальвина фермент, катализирующий присоединение CO_2 к пятиуглеродному сахару, лучше работает при высоких концентрациях CO_2.

Растения, у которых фотосинтез протекает быстро даже при низких концентрациях CO_2, называют C_4 - растениями. Растения C_4-цикла способны накапливать CO_2, в виде четырехуглеродного соединения, для передачи его в C_3-цикл, который фиксирует CO_2 в виде углеводов. Такой C_4-цикл потребляет больше АТФ, чем один только C_3-

цикл, но зато C_4-растения способны более интенсивно вести фотосинтез при высоких температурах, например, при 47^0C (в Долине Смерти, штат Калифорния). C_4-фотосинтез выработался в процессе эволюции у растений жарких, солнечных, засушливых мест, в частности у луговой растительности. К C_4-растениям относятся сахарный тростник и кукуруза.

У некоторых растений существует еще один путь фиксации CO_2 - так называемый кислотный метаболизм толстянковых (Crassulaceae) (сокращенно САМ). САМ по английски – crassulaceae and metabolism. Этот путь фотосинтеза свойственен растениям пустынь, главным образом кактусовым, молочайным и другим суккулентам (т.е. растениям с толстыми, запасающими воду листьями или стеблями). САМ-растения экономят воду самым строгим образом. У таких растений днем, в жаркое время устьица закрыты и открываются только ночью, когда вода испаряется медленнее. В связи с тем, что необходимый для фотосинтеза свет есть только днем, а устьица, через которые поступает CO_2 для фотосинтеза, открыты только ночью, САМ - путь решает такую проблему, давая возможность растениям фиксировать диоксид углерода в форме органических кислот. Днем CO_2 отщепляется от этих кислот и идет на синтез углеводов.

По приспособленности к разной интенсивности света растения делятся на светолюбивые, например, кукуруза, томаты и др., и теневыносливые - многие папоротники, филодендрон, копытень европейский и др.

Хемосинтез - это еще одна из форм автотрофной ассимиляции. Хемосинтез свойственен некоторым бактериям, у которых источником энергии, для образования сложных органических веществ из простых неорганических служит не свет, а окисление последних - сероводорода, серы, аммиака, водорода, азотистой кислоты, закисных соединений железа и марганца. Открытие бактериального хемосинтеза принадлежит русскому ученому С.Н. Вернадскому.

Важнейшей группой хемосинтезирующих организмов являются нитрифицирующие бактерии, способные окислять с выделением и использованием энергии образующийся при гниении органических остатков аммиак до нитрита, а затем до нитрата:

$$2\ NH_3 + 3\ O_2 = 2\ HNO_2 + 2\ H_2O + 663\ \text{КДж}$$

$$2\ HNO_2 + O_2 = 2\ HNO_3 + 142\ КДж.$$

Азотная кислота, реагируя с минеральными соединениями почвы, превращается в соли азотной кислоты, которые хорошо усваиваются растениями.

Бесцветные серобактерии окисляют сероводород и накапливают в своих клетках серу:

$$2\ H_2S + O_2 = 2\ H_2O + 2\ S + 172\ КДж.$$

При недостатке сероводорода бактерии производят дальнейшее экзотермическое окисление накопившейся в них серы до серной кислоты:

$$2\ S + 3\ O_2 + 2\ H_2O + 2\ H_2\ SO_4 + 636\ КДж.$$

Железобактерии переводят двухвалентное железо в трехвалентное:

$$4\ FeCO_3 + O_2 + 6\ H_2O = 4\ Fe(OH)_3 + 4\ CO_2 + 324\ КДж.$$

Водородные бактерии используют в качестве источника энергии реакцию окисления молекулярного водорода, а единственным источником углерода для них служит CO_2 . Реакция окисления протекает по схеме

$$2\ H_2 + O_2 \longrightarrow 2\ H_2O + 235\ КДж.$$

Энергия, которая выделяется при окислении указанных выше соединений, используется бактериями - хемосинтетиками для восстановления CO_2 до органических веществ.

Экологическая роль хемосинтеза. Многие хемотрофные бактерии входят в состав одного из трофических уровней - редуцентов, без которых невозможен биологических (малый) круговорот веществ в биосфере. Некоторые серобактерии постепенно разрушают и способствуют выветриванию горных пород, являются причиной порчи каменных и металлических сооружений, выщелачивания руд и серных месторождений. В результате деятельности некоторых железобактерий образуется $Fe(OH)_3$, скопления которого формируют болотную руду.

Бактериальный фотосинтез осуществляется зелеными серными, пурпурными серными и пурпурными несерными бактериями, оби-

тающими в морях, прудах, озерах, водохранилищах, а также во влажной и илистой почве и серных источниках. Для них, характерны примитивные, древнейшие формы фотосинтеза. Такие формы фотосинтеза протекают без выделения кислорода, т.к. эти бактерии не способные использовать воду в качестве субстрата для фотосинтеза. Из-за отсутствия хлоропластов фотосинтез осуществляется бактериохлорофиллом - пигментом, несколько отличающимся по своей структуре от хлорофилла а и в, и размещенным на тилакоидах. В тилокоидах осуществляется световая фаза фотосинтеза, а темновая происходит в цитоплазме. Уже известно 5 типов бактериохлорофиллов - а, в, с, d, е и бактрериофитон. Основные каротиноидные пигменты также несколько отличаются от таковых у водорослей.

Почти у всех видов фотосинтезирующих бактерий найдены ферменты цикла Кальвина (C_3-цикла), откуда следует, что эти организмы способны фиксировать CO_2 в реакциях этого цикла. Они имеют электронный транспорт, а значит, способны образовывать АТФ, НАД.Н+Н или восстановленный ферродоксин.

Зеленые бактерии используют в качестве доноров электронов сероводород, серу или в некоторых случаях тиосульфат, а пурпурные бактерии - карбоновые и дикарбоновые кислоты, спирты и др.

При электронном донорстве H_2S идет следующая реакция:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2S\ ?\ C_6\ H_{12}O_6 + 6\ H_2O + 12\ S.$$

При недостатке сера, накопившаяся в клетках, может утилизироваться как донор электронов:

$$6\ CO_2 + 4\ S + 16\ H_2O \quad \overset{\text{свет}}{?}\ C_6\ H_{12}O_6 + 6\ H_2O + 4\ H_2\ SO_4.$$

В этой реакции используются протоны воды, но появившиеся не в результате фотолиза, а простой диссоциации воды ($H_2O\ ?\ H^+ + OH^-$) без потребления энергии.

В глубокой древности в условиях бескислородной атмосферы фотосинтезирующие бактерии были единственными организмами, способными использовать для своего роста и развития солнечную энергию. Результаты современных исследований позволяют думать, что в эволюционном ряду эти бактерии занимают промежуточное положение между древними анаэробными бактериями, осуществляю-

щими брожение и появившимися позднее водорослями и растениями (рис. 29).

Лекция 5

Клеточное дыхание. Кислородное дыхание и аэробное восстановление энергии - это окислительный процесс, в ходе которого расходуется кислород, при этом субстрат без остатка расщепляется до бедных энергией неорганических веществ с соответственно высоким выходом энергии, за счет которой происходит присоединение неорганического фосфата (Фн) к АДФ, т.е. синтезируется АТФ. Важнейшими субстратами для дыхания служат углеводы, кроме того, при дыхании могут расходоваться жиры и белки.

Кислородное дыхание состоит из 2 основных этапов:

- *бескислородный,* в ходе которого под действием ферментов происходит постепенное расщепление питательных веществ с отнятием водорода и присоединением его с коферментами (переносчиками типа НАД и ФАД);

- *кислородный,* в процессе которого происходит постепенное окисление водорода в результате переноса его на кислород.

В процессе первого этапа, который происходит в цитоплазме клеток, выделяется небольшое количество энергии, рассеивающейся в виде тепла. Далее продолжится ферментативное расщепление простых органических соединений (глюкозы, высших карбоновых кислот, глицерола, аминокислоты, нуклеотидов и т.п.). Примером такого процесса может быть гликолиз - многоступенчатое бескислородное расщепление глюкозы. В реакциях гликолиза молекула гекеозы расщепляется на 2 трехуглеродные молекулы пировингоградной кислоты (ПВК) им образуются 2 молекулы АТФ и атомы водорода. Водородные атомы присоединяются к $НАД^+$ и восстанавливают его до $НАД{\cdot}Н+Н^+$. Суммарная реакция гликолиза имеет вид

$$C_6H_{12}O_6 + 2\ АДФ + 2\ H_3PO_4 + 2\ НАД^+ \longrightarrow$$

$$2\ C_3H_4O_3 + 2\ АТФ + 2\ НАД{\cdot}Н + Н^+.$$

Гликолиз происходит в цитоплазме. У эукариот пируват и $НАД{\cdot}Н + Н^+$, образующиеся при гликолизе, поступают в митохондрии, где дыхание завершается (кислородный этап клеточного дыхания) высвобождением значительной части энергии.

Прежде чем раскрыть процесс полного окисления пировиноградной кислоты до CO_2 и H_2O, который происходит в митохондриях необходимо остановиться на строении этого органоида.

Митохондрия (от греч. mitos - нить и chondrion - зернышко, крупинка) является энергетическим центром эукариотической клетки. Длина ее варьирует, достигая 10 мкм. Количество их в клетках колеблется от 1 до 100 тыс. Митохондрия окружена оболочкой из 2 мембран; внутренняя мембрана образует складки (кристы). Имеется матрикс, в котором находится небольшое количество рибосом, одна кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы.

Процесс окисления пировиноградной кислоты в митохондриях можно разделить на 3 основные стадии:

1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты;

2) цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса, или цикл лимонной кислоты);

3) заключительная стадия окисления - электротранспортная цепь.

На первой стадии пировиноградная кислота взаимодействует коэнзимом А($К_0$А), в результате чего образуется ацетилкоэнзим А с высокоэнергетической связью. При этом от молекулы пировиноградной кислоты отщепляется молекула CO_2 (первая) и атомы водорода, которые запасаются в форме $НАД{\cdot}Н+Н^+$.

Вторая стадия - цикл Кребса (названный по имени английского ученого Ганса Кребса, открывшего этот цикл в 30-е годы). В этот цикл вступает ацетил-$К_oА$, образованный на предыдущей стадии. Ацетил-$К_oА$ взаимодействует со щавелево-уксусной кислотой. Далее превращение идет через ряд органических кислот, в результате чего щавелево-уксусная кислота регенерируется в прежнем виде.

В цикле используется 3 молекулы H_2O, выделяется 2 молекулы CO_2 и 4 пары атомов водорода, которые используются на восстановление коферментов $ФАД^+$ и $НАД^+$.

Реакцию цикла можно записать следующим образом:

$$\text{ацетил-}К_0А + 3\,H_2O + 3\,НАД^+ + ФАД^+ + АДФ + H_3PO_4 \longrightarrow$$
$$К_0А + 2\,CO_2 + 3\,НАД{\cdot}Н + Н^+ + ФАД{\cdot}М + Н^+ + АТФ.$$

В результате распада одной молекулы пировиноградной кислоты в аэробной фазе (декорбоксилирование ПВК и цикла Кребса) выделяется $3CO_2$, НАД.Н+НИ$^+$, ФАД.Н+Н$^+$.

Суммарную реакцию гликолиза, окислительного декарбоксилирования и цикла Кребса можно записать следующим образом:

$$C_6 H_{12}O_6 + 6 H_2O \ ? \ 6 CO_2 + 4 \text{АТФ} + 5 \text{НАД}^{\cdot}\text{Н} + H^+ +$$
$$+ \text{ФАД}^{\cdot}\text{Н} + H^+.$$

Электротранспортная цепь (цепь переноса электронов). Этот этап аэробного дыхания начинается после полного расщепления глюкозы, при котором часть высвободившейся энергии используется для синтеза АТФ, но в основном она сосредоточена в нагруженных электронами переносчиках: НАД.Н+Н (продукт гликолиза и цикла Кребса) и ФАД.H_2 (продукт цикла Кребса).

Пары водорода 2Н можно рассматривать как $2H^+ + 2^{e-}$. Именно в таком виде они и передаются по цепи переносчиков. Путь переноса водорода и электронов от одной молекулы переносчиков к другой - окислительно-восстановительный процесс. Движущей силой транспорта водорода в дыхательной цепи является разность потенциалов.

С помощью переносчиков ионы H^+ переносятся с внутренней стороны мембраны митохондрий на ее внешнюю сторону, т.е. из матрикса этого органоида в межмембранное пространство (рис.30). При переносе пары электронов (2^{e-}) от НАД на O_2 они пересекают мембрану 3 раза, и этот процесс сопровождается выделением на внешнюю сторону мембраны 6 протонов. На заключительном этапе электроны переносятся на внутреннюю сторонку мембраны и присоединяются кислородом:

$$1/2 \ O_2 + 2e^- > O^{2-}$$

Кислород, заряжаясь, принимает $2H^+$ имеющихся во внутренней среде и образуется H_2O:

$$2 \ H^+ + O^{2-} \ ? \ H_2O.$$

Электротранспортная цепь находится во внутренней мембране, а накопление ионов H^+ происходит в межмембранном пространстве (H^+-резервуар). Накопившиеся ионы H^+ создают электрохимический градиент протонов (ДмH^+), т.е. как бы резервуар свободной энергии. Эта

энергия может использоваться при обратном потоке электроинов для синтеза АТФ. Кроме того, градиент (ДмН$^+$) способен обеспечить осмотическую работу и транспорт веществ через мембрану против градиента их концентрации.

Следовательно, кроме энергии АТФ клетка использует энергию (ДмН$^+$). Первая форма - химическая. АТФ легко используется в водной фазе.

Вторая - электрохимическая нередко связана с мембранами. Обе эти формы энергии клетки могут переходить друг в друга.

Перемещаясь по клеткам мембраны из H^+-резервуара внутрь, ионы H^+ поставляют АТФазам энергию для синтеза АТФ из АДФ и Фн. Этот процесс получил название окислительное фосфорилирование. Обращает на себя внимание то, что АТФазы в митохондриях ориентированы в противоположность хлоропластам, т. е. по сравнению с тем, что мы наблюдаем при фотосинтезе.

В результате расщепления двух молекул пировиноградной кислоты и переноса ионов водорода через мембрану по специальным каналам синтезируется 36 молекул АТФ (2 молекулы в цикле Кребса и 34 - за счет переноса ионов H^+ через мембрану). Кислородный этап, таким образом, дает энергии в 18 раз больше, чем ее запосается при гликолизе. Суммарное уравнение аэробного дыхания можно записать так:

$$C_6 H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O + 38\ \text{АДФ} + 38\ H_3PO_4\ ?$$
$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + 38\ \text{АТФ}.$$

Становится понятным то, что такое дыхание клетки называется аэробным, или кислородным потому, что в отсутствии кислорода не смогли бы работать переносчики ионов H^+. Они не смогли бы освобождаться от них. Кислород служит конечным акцептором водорода.

Современную медицину особенно интересуют вещества, повышающие проницаемость мембраны, как бы перфорирующие их, т. к. увеличение количества каналов в мембранах митохондрий ведет к утечке ионов H^+ из H^+-резервуары и АТФаза плохо работает.

Разобщение процесса переноса электронов и синтеза АТФ иногда имеют место в норме у животных, впадающих в зимнюю спячку, т. к. в клетках бурой жировой ткани большая часть энергии, полученной

при переносе электронов, расходуется не на синтез АТФ, а на производство тепла.

Перфорацию митохондральных мембран вызывают, например, динитрофенолы - вещества желтого цвета. Предпринимались попытки применить эти вещества в качестве средства от ожирения, но попытки эти окончились трагически - несколько человек от такого лечения умерло, т.к. их организм перестал вырабатывать необходимое количество АТФ.

Брожение - бескислородный ферментативный процесс окислительно-восстановительного превращения органических веществ, путем которого многие организмы получают энергию, необходимую для жизнедеятельности. Это эволюционно более ранняя, но энергетически менее рациональная форма получения энергии из питательных веществ, по сравнению с кислородным дыханием. Такая форма получения энергии свойственна многим бактериям, микроскопическим грибкам и простейшим. В условиях дефицита кислорода брожение может иметь место в клетках растений и животных, в которых вместо цепи переноса электронов используются какие-либо другие пути освобождения НАД·Н от присоединенных к нему атомов водорода. Благодаря этому вновь образуется $НАД^+$, способный принять новые атомы водорода, отщепляемые в процессе гликолиза, ферментативного расщепления глюкозы (рис. 31).

Збраживанию подвергаются различные вещества. Это углеводы, органические кислоты, спирты, аминокислоты и др.

Продукты брожения - это многие органические кислоты (молочная, масляная, уксусная, муравьиная), спирты (этиловый, бутиловый, амиловый), ацетон, углекислый газ и вода.

В природе широкое распространение получило молочнокислое, масляно-кислое, уксуснокислое, спиртовое и др. типы брожения.

Суммарный процесс *молочнокислого брожения,* в основе которого лежит гликолиз, можно выразить следующим уравнением:

$$C_6 H_{12}O_6 + 2\ H_3 PO_4 + 2\ АДФ >$$
$$2\ CH_3CHOHCOOH + 2\ АТФ + 2\ H_2O.$$

Этот тип брожения осуществляют кокки, представители родов Streptococcus, Zactobacillus - длинные и короткие палочки.

Процесс образования молочной кислоты по типу молочнокислого брожения осуществляется и в животных клетках в условиях интенсивной физической нагрузки, которая приводит к дефициту, O_2. Подобное происходит и в организме человека при чрезмерной мышечной активности, когда мышцы используют кислород быстрее, чем кровь успевает его доставлять. И тогда клетки мышц синтезируют необходимый для их работы АТФ путем молочнокислого брожения.

Молочная кислота, образующаяся в мышцах, поступит в кровь, а в клетках печени, в присутствии O_2, она превращается в пировиноградную кислоту. Однако, накопление большего количества молочной кислоты вредно для организма. После тяжелой физической нагрузки мы еще некоторое время тяжело дышим - выплачиваем “кислородную задолженность”.

Спиртовое брожение осуществляют дрожжи. Этот процесс идет подобно молочнокислому брожению, но конечным продуктом является этиловый спирт. Этот тип брожения был подробно изучен Луи Пастером, когда он занимался химическими проблемами виноделия. Вино приготавливают из виноградного сока, к которому добавляют дрожжи - одноклеточные грибы. Дрожжи сбраживают сахара, содержащие в виноградном соке, расщепляя их до пирувата. Каждая молекула пирувата распадается затем на молекулу CO_2 и на молекулу двухуглеродного соединения - ацетальдегида.

Ацетальдегид присоединяет два атома водорода от $НАД.Н+H^+$ и с помощью фермента алкогольдегидрогеназы - в этиловый спирт, - активный ингредиент алкогольных напитков. В результате этого переноса водорода высвобождается $НАД^+$, который возвращается в процесс гликолиза и принимает новые водородные атомы, что позволяет дрожжам продолжать синтезировать АТФ.

Весь процесс спиртового брожения записывается уравнением

$$C_6 H_{12}O_6 + 2\ H_3 PO_4 + 2\ АДФ >$$
$$2\ CH_3CH_2OH + 2\ АТФ + 2\ H_2O.$$

Практическое применение процесса брожения имеет широкие масштабы. Молочнокислое брожение используют для получения различных кисломолочных продуктов, при солении и квашении капусты и других овощей, силосовании кормов. Кефир, кумыс, йогурт - про-

дукты совместной деятельности молочнокислых бактерий и дрожжей, которые сбраживают коровье, кобылье, овечье и др. молоко.

Сыры получают путем створаживания белков молока молочнокислыми бактериями с дальнейшим процессом молочнокислого брожения. После этого лактоза превращается в молочную кислоту, и начинают размножаться пропионовые бактерии, которые сбраживают уже молочную кислоту с образованием уксусной и пропионовой кислот, придающих сырам специфический острый вкус.

Скисание сливок, процесс необходимый для получения сливочного масла, вызывают бактерии рода Streptococcus. Кроме молочной кислоты некоторые из них образуют ацетоны и диацетил, придающие сливочному маслу характерный вкус и запах.

Сбраживание дрожжами пивного сусла, приготовленного из проросших семян ячменя, лежит в основе пивоварения.

Спиртовое брожение лежит в основе производства этилового спирта с использованием дрожжей. Сырьем при этом служат углеводы растительного происхождения (картофеля, злаков, свеклы), продукты гидролиза древесины и др.

1.6. ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ КЛЕТКИ

Многоклеточный организм начинает свое развитие с одной-единственной клетки; все его многочисленные клетки образуются затем путем многократных клеточных делений. Кроме того, каждому делению клетки должен предшествовать удвоение клеточных оганелл; в противном случае дочерние клетки постоянно недополучали бы необходимые органеллы.

Перед началом клеточного деления ДНК клетки должна реплицироваться (удвоиться) с очень высокой точностью, поскольку ДНК несет в себе информацию, необходимую клетке для синтеза белков.

Одноклеточный организм прокариот содержит в клетке только одну молекулу ДНК, которая перед делением клетки реплицируется, образуя две идентичные молекулы, прикрепленные к клеточной мембране. Когда клетка делится, клеточная мембрана врастает между этими двумя молекулами ДНК, так что при расхождении каждая дочерняя клетка имеет по одной молекуле ДНК.

Клеточное деление у эукариот - проблема более сложная, поскольку хромосом у них много и хромосомы эти неидентичны. Реше-

ние такой сложной проблемы заключается в процессе, который называется митозом.

Митоз, или непрямое деление, - основной способ деления эукариотических клеток. Митоз - это деление ядра, в результате которого ядра дочерних клеток имеют точно такой же набор хромосок, как и в родительском ядре. Поскольку за делением ядра обычно следует клеточное деление, термин “митоз” стали употреблять, имея в виду и сам митоз и клеточное деление, которое за ним следует.

Митоз - непрерывный процесс, но в зависимости от того, как выглядят хромосомы в световом микроскопе в период деления, его делят на 4 стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Делению ядра предшествует удвоение хромосом, которое происходит в интерофазе, когда удвоившиеся хромосомы остаются еще скрепленными в области центронеры (особая структура) (рис.32).

Профаза, в общих чертах, - первая стадия в которой становятся ясно видны нитевидные удвоившиеся хромосомы. В конце профазы начинает образовываться веретено деления, которое формируется из микротрубочек путем полимеризации белковых субъединиц.

Метофаза - следующая стадия в которой завершается образование веретена деления, становятся отчетливо видным двойное строение хромосом соединенных только в области центромеры. Этот период наиболее удобен для подсчета хромосом и изучения их морфологических особенностей.

Анафаза - стадия, в которой центромеры делятся и из каждой хромосомы образуется две отдельные, совершенно идентичные дочерние хромосомы, которые с помощью микротрубочек веретена деления движутся к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

Телофаза - четвертая стадия в которой происходят процессы обратные, тем которые наблюдаются в профазе: начинается раскручивание хромосом, они набухают и становятся плохо видны в микроскоп.

На этой стадии происходит разделение цитоплазмы (цитотомия) с образованием двух клеток.

Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении между дочерними клетками материальных носителей наследственности - молекул ДНК, входящих в состав хромосом. Таким образом, обеспечивается образование генетически равноценных клеток и сохраняется преемственность в ряду клеточных поколений. Это важнейшее явление, обеспечивающее эмбриональное развитие и рост организмов, восстановление органов и тканей после повреждения. Митотическое деление клеток - цитологическая основа бесполого размножения организмов.

Амитоз, или прямое деление - это деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования веретена деления (хромосомы в световом микроскопе вообще не различимы). Такое деление встречается у одноклеточных организмов; оно характерно для клеток печени, хрящевых клеток, роговицы глаза; наблюдаем в тканях растущего клубня картофеля, эндосперме, паренхиме черешков листьев и т.д.

Очень часто при амитозе наблюдается только деление ядра: в этом случае могут возникать двух- и многоядерные клетки. Если же за делением ядра следует деление цитоплазму, то распределение клеточных компонентов и ДНК осуществляется произвольно. Амитоз энергетически значительно экономичнее других способов деления клетки.

Мейоз - это особый способ деления клеток, в результате которого происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое и переход клеток из диплоидного состояния (2n) в гаплоидное (n). С помощью мейоза образуются споры и половые клетки - гаметы.

В процессе оплодотворения (слияния гамет) организм нового поколения получит опять диплоидный набор хромосом, одна из которых от материнской, а другая от отцовской гаметы. Вследствие этого важнейшее значение мейоза - это обеспечение постоянства кариотипа в ряду поколений организмов данного вида.

Мейоз состоит из двух быстро следующих одно за другим делений. Перед началом делений, в результате репликации, в ядре содержится эквивалент 4 наборов гомологичных хромосом (4с). Поэтому для того, чтобы образовались ядра гамет, содержащие гаплоидный набор хромосом, необходимы 2 ядерных деления. Эти деления так и называются - первое деление мейоза и второе деление мейоза. Интерфаза отсутствует между этими двумя делениями.

Первое мейотическое деление приводит к образованию из диплоидных клеток (2n) гаплоидных клеток (n). Оно начинается с профазы 1, в которой осуществляется, так же как и в митозе, спирализация хромосом. Одновременно гомологичные спаренные хромосомы сближаются одинаковыми своими участками - конъюгация (в митозе не наблюдается). В результате образуются хромосомные пары - биваленты, состоящие из 4-х нитей (хроматид). Продолжается дальнейшая спирализация хромосом при которой отдельные хроматиды гомологичных хромосом переплетаются, затем могут разрываться и, как следствие воссоединения разрывов гомологичные хромосомы обмениваются соответствующими, разными по величине участками. Такая серия последовательных преобразований получила название *кроссинговер*. Являясь процессом закономерным, кроссинговер обеспечивает эффективную рекомбинацию материала хромосом в гаметах.

В метофазе 1 завершается формирование веретена деления, нити которого, связанные с центромерами гомологичных хромосом, устанавливают биваленты в плоскости экватора веретена деления.

В анафазе 1 гомологичные хромосомы разделяются и, уже с гаплоидным набором из двух хроматид, расходятся к полюсам клетки.

В телофазе 1 у полюсов веретена собирается одиночный, гаплоидный набор хромосом, в котором каждый вид хромосом представлен уже нее парой, а одной хромосомой, состоящей их двух хроматид. Восстанавливается ядерная оболочка, после чего материнские клетки делятся на две дочерние.

Таким образом, появление бивалентов в профазе 1 мейоза создает условия для последующей редукции (уменьшения) числа хромосом. Формирование гаплоидного набора в гаметах обеспечивается расхождением в анафазе 1 не хроматид, как в митозе, а гомологичных хромосом, которые ранее были объединены в биваленты.

Второе мейотическое деление следует сразу же за первым и сходно с обычным митозом, поэтому его часто называют митозом мейоза.

В соответствующих стадиях деление ядер - в профазе II, метофазе II, анафазе II и телофазе II протекают процессы аналогичные этим стадиям митоза. В завершение мейоза в телофазе II заканчивается расхождение сестринских хромосом к полюсам и, в результате, из двух гаплоидных клеток образуются четыре гаплоидные дочерние клетки.

После двух мейотических делений (мейоза) из одной диплоидной клетки образуются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом.

Редукционное деление является как бы регулятором, препятствующим непрерывному увеличению числа хромосом при слиянии гамет, т.е. благодаря мейозу поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях каждого вида эукариотических организмов. Другое важное значение мейоза - это обеспечение величайшего разнообразия генетического состава гамет, как в результате кроссинговера, так и в результате различного сочетания родительских хромосом при их расхождении в анафазе 1 мейоза. Это обеспечивает появление разнообразного и разнокачественного потомства при половом размножении организмов.

Лекция 6

II. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

Генетика (от греческого genesis - происхождение), наука о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими. Генетику по праву можно считать одной из самых важных областей биологии. Отбирая определенные организмы из природных популяций и скрещивания их между собой человек создавал улучшенные сорта растений и породы животных, обладавшие нужными ему свойствами.

Первый действительно научный шаг вперед в изучении наследственности был сделан австрийским монахом Грегором Менделем, который в 1886 г. опубликовал статью, заложившую основы современной генетики.

Пожалуй главной заслугой Менделя было установление того факта, что признаки передаются по наследству, как некие дискретные единицы. Мендель не видел единицу наследственности, он только постулировал их существование. Теперь мы знаем, что эти единицы наследственности, называемые ныне генами, представляют собой отдельные участки молекул ДНК. Гены как части молекул ДНК реплицируются и передаются дочерним клеткам, именно поэтому потомки и наследуют те или иные признаки своих родителей.

Опыты Менделя послужили основой для развития современной генетики - науки, изучающей два основных свойства организмов - на-

следственность и изменчивость. Успех его исследований определило стечение ряда обстоятельств.

Во-первых, Мендель изучал в свое время математику и теорию вероятности. Поэтому он понимал, что при оценке результатов скрещиваний нужно оперировать больши числом, чтобы свести к минимуму эффект от “ошибки выборки”, возможной при рассмотрении ограниченного числа случаев.

Во-вторых, он удачно выбрал объект исследования - горох, работая с которым он получил в течении нескольких поколений константные формы, подходящие для скрещивания.

В-третьих, он проводил анализ исследования отдельных пар признаков в потомстве скрещиваемых растений, отличающихся по одной, двум и трем парам контрастных альтернативных признаков.

В-четвертых, он не просто зафиксировал полученные результаты, но и провел их математическую обработку.

Перечисленные простые приемы исследования составили принципиально новый, *гибридологический метод* изучения исследования. Совокупность генетических методов изучения наследования называют *генетическим анализом*.

Основываясь на результатах своих исследований (экспериментов) по скрещиванию различных сортов гороха, Мендель сфомулировал закономерности, известные в настоящее время как “законы Менделя”.

Первый закон Менделя (закон единообразия гибридов первого поколения или закон доминирования): при скрещивании гомозиготных родительских форм в первом поколении потомства (F_1) все особи однотипны (единообразны) по фенотипу и генотипу. При этом признак, который проявлялся в F_1, был назван *доминантным*, а признак второй родительской формы, который подавлялся - *рецессивным* (рис. 33).

Второй закон Менделя (закон расщепления): после скрещивания (самоопыления) потомков F_1 двух гомозиготных родителей в поколении F_2 наблюдалось расщепление потомства по анализируемому признаку (фенотипу) в случае полного доминирования в отношении 3:1 и при неполном доминировании 1:2:1 (рис. 33).

Генетики часто пользуются для обозначения генов буквенной символикой: доминантный ген, ответственный за тот или иной признак, они обозначают прописной буквой (А), а рецессивный - соответствующей строчной (а).

Если у индивидуума проявляется (экспрессирует) какой-нибудь доминантный ген, то именно из-за доминирования трудно сказать, гомозиготен или гетерозиготен этот индивидуум по данному гену. О таком индивидууме говорят, что у него доминантный фенотип (АА или Аа). *Генотип* - подлинная генетическая структура (конструкция) индивидуума. По генотипу он может быть как *гомозиготным* (АА или аа), так и *гетерозиготным* (Аа).

Третий закон Менделя (*закон независимого расщепления*): расщепление по каждой паре признаков идет независимо от других пар признаков. Этот закон справедлив только для генов, находящихся либо в разных хромосомах, либо в одной хромосоме, но достаточно далеко друг от друга.

Установив возможность предсказать результаты скрещиваний по одной паре альтернативных признаков, Мендель перешел к изучению наследования двух пар таких признаков, т.е. к *дигибридному* скрещиванию (рис. 34). Он скрещивал растения, гомозиготные по таким признакам, как гладкие и желтые семена, с растениями, гомозиготными по признакам морщинистых и зеленых семян. В F_1 все растения имели гладкие желтые семена, и это показывало, что признак гладкой поверхности семян доминирует над признаком морщинистости, а желтая окраска семян доминирует над зеленой. Путем самоопыления растений F_1 было получено поколение F_2 со следующими фенотипами:

315 с гладкими желтыми семенами

101 с морщинистыми желтыми

108 с гладкими зелеными

32 с морщинистыми зелеными.

Чтобы определить отношение этих фенотипов в F_2, следует число потомков каждой из групп разделить на число потомков в самой малочисленной группе. В F_2 соотношение разных фенотипов составило примерно 9:3:3:1 (дигибридное расщепление).

На основании этих результатов Мендель сделал два вывода:

1. В поколении F_2 появилось два новых сочетания признаков: морщинистые и желтые; гладкие и зеленые.

2. Для каждой пары аллеломорфных признаков (фенотипов, определяемых различными аллелями) получилось отношение 3:1, характерное для моногибридного скрещивания - среди семян было 423 гладких и 133 морщинистых, 416 желтых и 140 зеленых.

Определить все возможные генетические комбинации генов в потомстве можно, использовав решетку Пеннета (рис. 35).

Поскольку любая женская гамета может быть оплодотворена любой мужской, в F_2 общее число возможных генотипов равно девяти, а число возможных фенотипов - четырем (табл.12).

Таблица 12

Фенотипы, генотипы и их отношения в потомстве, полученном путем самоопыления растений *SsYy*

Фенотип	Отношение	Генотип
Гладкие, желтые	9/16	1/16*SSYY*: 16*SSYy*:2/16*SsYY*:4/16*SsYy*
Гладкие, зеленые	3/16	1/16*SSyy*: 2/16*Ssyy*
Морщинистые, желтые	3/16	2/16*ssYy*:1/16*ssYY*
Морщинистые, зеленые	1/16	1/16*ssyy*

Точного расщепления по Менделю можно ожидать только тогда, когда анализируемое потомство достаточно велико.

Неполное доминирование, или кодоминирование - это такое состояние гибридных форм, при котором фенотип гетерозигот, а не только их генотип, отличается от фенотипа обеих гомозигот.

Аллельные и неаллельные гены и принципы их взаимодействия. Каждый ген имеет два состояния - А и а, поэтому они составляют одну пару, а каждого из членов пары называют *аллелем*. Гены, расположенные в одних и тех же *локусах* (участках) гомологичных хромосом и определяющие альтернативное развитие одного и того же признака называются *аллельными*. В половой клетке имеется лишь один аллель каждого гена, а в диплойдной клетке организма не больше двух - от каждого из родителей по одному.

В случае, когда за один признак отвечают несколько генов (аллелей), такое явление называется *взаимодействием генов*. Взаимодействия аллелей одного и того же гена называется аллельными, взаимодействия аллелей разных генов - *неаллельными*.

2.1. Хромосомная теория наследственности, сцепление генов

Американский генетик Т. Морган обосновал хромосомную теорию наследственности (1911 - 1926 гг). Согласно этой теории, передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности локализованы гены. В

каждой хромосоме локализовано множество генов. *Гены локализованные в одной хромосоме образуют группу сцепления и наследуются вместе - сцепленное наследование.*

Способ наследования сцепленных генов отличается от наследования генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом. В первом случае образуется четыре типа гамет АВ. Ав, аВ и ав (от дигибрида АаВв), а во втором только два типа гамет (АВ и ав).

Было установлено, что кроме обычных гамет, возникают и другие - Ав и аВ - с новыми комбинациями генов, отличающиеся от родительской гаметы (АВ и ав). Причиной возникновения новых гамет является обмен *участками гомологичных хромосом, или кроссинговер.* Он обозначает:

Генетическая карта. Генетической картой хромосом называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Генетические карты составляются для каждой пары гомологичных хромосом.

Различные факторы среды (тепло, влага, свет и др.) оказывают влияние на организмы, вызывая у них изменение признаков и свойств. Таким образом, организм обладает не только наследственностью, но и изменчивостью.

Модификационная (ненаследственная, или фенотипическая) изменчивость - представляет собой эволюционно закрепленные приспособительные реакции организма на изменение условий внешней среды без изменения генотипа. Среда должна обеспечить условия для формирования признака. Степень выраженности признака может быть разной в зависимости от условий внешней среды. Пределы этих изменений определяются возможностями, заложенными в генотипе.

Пределы варьирования признака, ограниченные действием генотипа, называются нормой реакции.

Мутационной (наследственной, или генотипической) называется изменчивость самого генотипа.

Мутации - это внезапные скачкообразные и ненаправленные изменения исходной формы с появлением у живых организмов качест-

венно новых наследственных признаков и свойств, которых ранее в природе не существовало.

По характеру изменения генома различают несколько типов мутаций - геномные, хромосомные и генные.

Генномные мутации (анеуплоидия и полиплоидия) - это изменение типа хромосом в геноме клетки - гаплоидном наборе хромосом. При анеуплоидии нормальное число хромосом увеличивается или уменьшается менее чем на целый набор хромосом.

Анеуплоидия встречается как у растений так и у животных, так и у человека. Растения анеуплоиды имеют низкую плодовитость и жизнеспособность. У человека это явление часто приводит к бесплодию. Анеуплоидные формы часто используются в селекции растений. Скрещивая растения нулисомики (2n - 2), у которых отсутствует одна пара хромосом с моносомиками (2n - 1), у которых на одну хромосому меньше (по какой-то из хромосом).

Полиплиидия - это кратное увеличение числа хромосом.

Клетки с разным числом гаплоидных наборов хромосом называют триплоидными (3n), тетраплоидными (4n), гексаплоидными (6n) и т.п.

Для многих растений известны полиплоидные ряды из 12, 60, 108 и даже 144 хромосомы (род Salanum и др.).

Палиплоидия приводит к изменению признаков организма, поэтому является важным источником изменчивости в эволюции и селекции, особенно у растений. Это связано с тем, что у них широко распространены гермафродитизм (самоопыление), партеногенез, и вегетативное размножение. Поэтому около трети видов растений планеты, - полиплоиды.

У животных полиплоидия, вызывая изменение соотношения половых хромосом и аутосом, приводит к бесплодию.

Хромосомные мутации, или *хромосомные перестройки*, выражаются в изменении структуры хромосом. Известны перестройки разных типов:

1. *нехватки*, или *дефишенси* - это потери концевых участков хромосомы;

2. *делеции* - выпадение участка хромосомы в средней ее части;

3. *дупликации* - двух, или многократное повторение набора генов, локализованных в определенном участке хромосомы;

4. *инверсии* - поворот участка хромосомы на 180^0;

5. *трансликации* - перенос участка к другому концу той же хромосомы, либо к другой негомологичной хромосоме:

ABCDEFG - Нормальная хромосома	
ABEF- Делеция	ABCDECDEFG-Дупликация
ABEDCFG - Инверсия	ABFGCDE - Транслокация

Генные, или точечные мутации - следствие изменения нуклеотидной последовательности молекулы ДНК в определенном участке хромосомы.

Эффекты генных мутаций различны. Большая часть мелких генных мутаций фенотипически не проявляется, но бывают исключения. Пример - серповидно-клеточная анемия. Выражается она в изменении формы эритроцитов, что может привести к анемии крови.

Генные мутации возникают под воздействием ультрафиолетовых лучей, ионизирующего излучения, химических мутагенов и других факторов.

2.2 Особенности наследственной изменчивости человека. Наследственные болезни человека, их причины, профилактика и лечение

Изучение наследственности и изменчивости человека связано с трудностями, причинами которых являются:

1. невозможности направленных скрещиваний для последующего генетического анализа;
2. невозможности экспериментального получения мутаций;
3. позднее половое созревание;
4. Малое количество потомков в каждой семье;
5. медленная смена поколений;
6. сложный кариотип (2n = 46) с большим числом сцепления и др.

Всего известно около 3500 наследственных болезней человека, причем большинство из них связано с психическими растройствами.

В основу генетической классификации наследственных болезней положен, во-первых, тип мутаций, во-вторых, характер взаимодействия со средой. В связи с этим наследственную патологию в настоящее время делят на пять групп:

1. генные болезни;

2. хромосомные болезни;
3. болезни с наследственной предрасположенностью;
4. генетические болезни соматических клеток;
5. болезни генетической несовместимости матери и плода.

1. *Генные болезни* обусловлены мутациями на генном уровне. Поскольку генные мутации могут затрагивать разные локусы одного гена, одно и то же заболевание может встречаться в нескольких клинических вариантах. Так, более 120 вариантов мутаций, ведущих к анемиям, выявлено у гена гемоглобина.

Генные мутации половых клеток передаются по наследству, мутации мамотических клеток по наследству не передаются. Примером соматических мутаций являются опухоли, различная пигментация радужек глаз, пигментные пятна на коже (родинки).

2. *Хромосомные болезни* обусловлены изменением структуры или числа хромосом.

Последствием геномных мутаций являются моносомия описанная для X хромосомы. Это синдром *Шерешевского Тернера* (44 + XO), проявляющийся у женщин, для которых характерны патологические изменения телосложения (малый рост, короткая шея), нарушение половой системы (отсутствие большинства женских вторичных половых признаков), умственная ограниченность. Женщины-трисомики (44 + XXX) отличаются нарушением полового, физического и умственного развития (трипло-ике синдром). Мужчины с *синдромом Клайфельтера* (44 + XXУ) характеризуются недоразвитием гонад, дегенерацией семенных канальцев, часто умственной отсталостью и высоким ростом за счет непропорционально длинных ног.

Трисомия по 21-й хромосоме - *синдром Дауна*, характеризуется маленьким носом с широкой плоской переносицей, полуоткрытый рот, низкий рост, умственная отсталость. Многие имеют порок сердца и крупные кровеносные сосуды. Существует прямая связь между риском рождения ребенка с синдромом Дауна и возрастом матери. 22-40% детей с этим синдромом рожают матери в возрасте свыше 40 лет.

Профилактика наследственных заболеваний у человека - основной путь предотвращения их. Основные профилактические меры - это генетические консультации, проведение массовой иммунизации детей (полиомиелит).

Лекция 7

III. ЭВОЛЮЦИЯ - ИСТОРИЯ ЖИЗНИ

3.1. Развитие эволюционных представлений. Первое эволюционное учение Ж.Б.Ламарка

Теории, касающиеся возникновения жизни, разнообразны и далеко не все достоверны.

Среди главных теорий возникновения жизни на Земле следует упомянуть следующие:

1. жизнь была создана сверхъестественным существом в определенное время (*креоционизм*);
2. жизнь возникала неоднократно из неживого вещества (*самопроизвольное зарождение*);
3. жизнь существовала всегда (*теория стационарного состояния);*
4. жизнь занесена на нашу планету извне (теория панспермии);
5. жизнь возникла в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам (*биохимическая эволюция*).

Согласно теории креоционизма жизнь возникла в результате какого-то сверхъестественного события в прошлом (поддерживается всеми последователями религиозных учений). В 1950 г. архиепископом Ашер из г. Арма (Ирландия) вычислил, что бог сотворил мир в октябре 4004 г. до нашей эры и закончил свой труд 23 октября в 9 часов утра, создав человека.

Процесс общественного сотворения мира мыслится как имеющий место лишь единожды и потому не доступный для наблюдения; этого достаточно, чтобы вынести всю концепцию божественного сотворения за рамки научного исследования. Наука занимается только теми явлениями, которые поддаются наблюдению, а поэтому она никогда не будет в состоянии ни доказать, ни отвергнуть эту концепцию.

Теория самопроизвольного зарождения была распространена в древнем Китае, Вавилоне, Египте в качестве альтернативы креоционизму, с которым она сосуществовала. В Библии (Книги бытия) описано, что виды организмов созданы в их нынешних формах, после чего уже никогда не изменялись.

Аристотель (384-322 гг. до н.э.), которого часто провозглашают основателем биологии, придерживался теории самопроизвольного зарождения. Он считал, что лягушки и насекомые заводятся в сырой

почве; другие авторы считали, что черви и водоросли заводятся в стоячей воде, а личинки мух - в протухшем мясе.

В 1668 г. итальянец Ф.Реди произвел опыт, который опровергал теорию самопроизвольного зарождения (опыты со змеями и мухами).

Создание микроскопа (конец ХУ11 века) голландцем Антонио Левенгуком (обнаружение “анималькул” в прудах и лужах), опыты Ладзаро Спалланцани в ХУ111 в. (кипячение бульона), Луи Пастера и Джона Тиндаля в Х1Х в. (опыты с бактериями в колбах и воздухе) наносили сильный удар по теории спонтанного зарождения жизни и доказывали, что живые организмы любого размера происходят только от других живых организмов, а отсюда напрашивается вопрос: откуда взялись первые живые организмы на нашей планете?

По теории стационарного состояния Земля никогда не возникала, а существовала, как и виды организмов всегда. Большая часть доводов в пользу этой теории связана с отсутствием ряда связующих звеньев в палеонтологической летописи. Поэтому эта теория наиболее подробно разработана в направлении неясных аспектов эволюции.

Теория панспермии не предлагает никакого механизма для объяснения первичного возникновения жизни, а выдвигает идею о ее внеземном происхождении. Появились сообщения о нахождении в метеоритах таких веществ, как цианогены, синильная кислота, органические соединения и объектов, напоминающих примитивные формы жизни, но доводы в пользу их биологической природы не очень убедительны.

Теория биохимической эволюции основывается на доводах о том, что первоначально на Земле происходила эволюция химических соединений, а затем примерно с одинаковой продолжительностью (около 2 млрд.лет), эволюция организмов (от пробионтов до современных представителей).

В наше время ученые полагают, что жизнь возникла из неживой материи, но только в условиях, резко отличающихся от нынешних, и на протяжении периода, длившегося миллиарды лет.

Есть, как предполагают ученые, четыре главных условия, а именно: наличие определенных химических веществ, наличие источника энергии, отсутствие газообразного кислорода и достаточно долгое время.

Но прежде чем говорить о первых двух условиях, необходимо обсудить третье и четвертое условия.

После того, как появились простые органические молекулы, они должны были объединяться во все более крупные и сложные химические структуры, а вероятность этих событий кажется ничтожной.

Однако при наличии безгранично долгого времени даже и самые маловероятные события должны рано или поздно произойти (табл.13).

Таблица 13

Вероятность того, что данное событие не произойдет

Если вероятность того, что данное событие не произойдет в течение одного года, равна					0,999
то для	2 лет	она	равна		0, 998
	3				0, 997
	4				0, 996
	1024				0,359
	2048				0, 129
	4096				0, 017
	8128				0,0002 76

Отсутствие газообразного кислорода исключало его взаимодействие с органическими веществами и разрушение их. Соприкасаясь с O_2 органические молекулы существовали бы на первобытной земле недолго и не успевали бы образовывать более сложные структуры. В этом одна из причин того, что самопроизвольное зарождение жизни из органических веществ в наше время невозможно.

В 1924 г. советский ученый Александр Опарин опубликовал работу, в которой он изложил свои представления о том, как могла возникнуть жизнь. В 1929 г. идею Опарина развил англичанин Дж.Холдейн. Дальнейшие исследования в этой области подтвердили идеи обоих ученых.

В 1953 г. Стэнли Миллер, только что окончивший университет, в ряде экспериментов моделировал условия, предположительно существовавшие на первобытной Земле. В созданной им установке, снабженной источником энергии, ему удалось синтезировать многие вещества, имеющие важное биологическое значение, в том числе ряд аминокислот, аденин и простые сахара, такие как рибоза (рис.36).

Современные данные позволяют предполагать, что по мере образования в ходе “биохимической эволюции” более сложных органических веществ некоторые из них оказались способными использовать

солнечную радиацию как источник энергии для синтеза новых клеточных материалов.

Известно, что самые первые фотосинтезирующие организмы были лишены метаболического пути, ведущего к образованию O_2. Полагают, что на более позднем этапе возникли организмы, способные к фотосинтезу с выделением кислорода, подобные современным сине-зеленым водорослям, и это привело к постепенному накоплению кислорода в атмосфере. Увеличение количества O_2 в атмосфере и его ионизация с образованием озонового экрана уменьшили количество ультрафиолетовой радиации, достигающей Земли. Это вызвало замедление синтеза новых сложных веществ, но одновременно повысило устойчивость преуспевающих форм жизни (накоплению аэробных форм) и обеспечило выход первых организмов на сушу.

3.2. Теория эволюции Ламарка

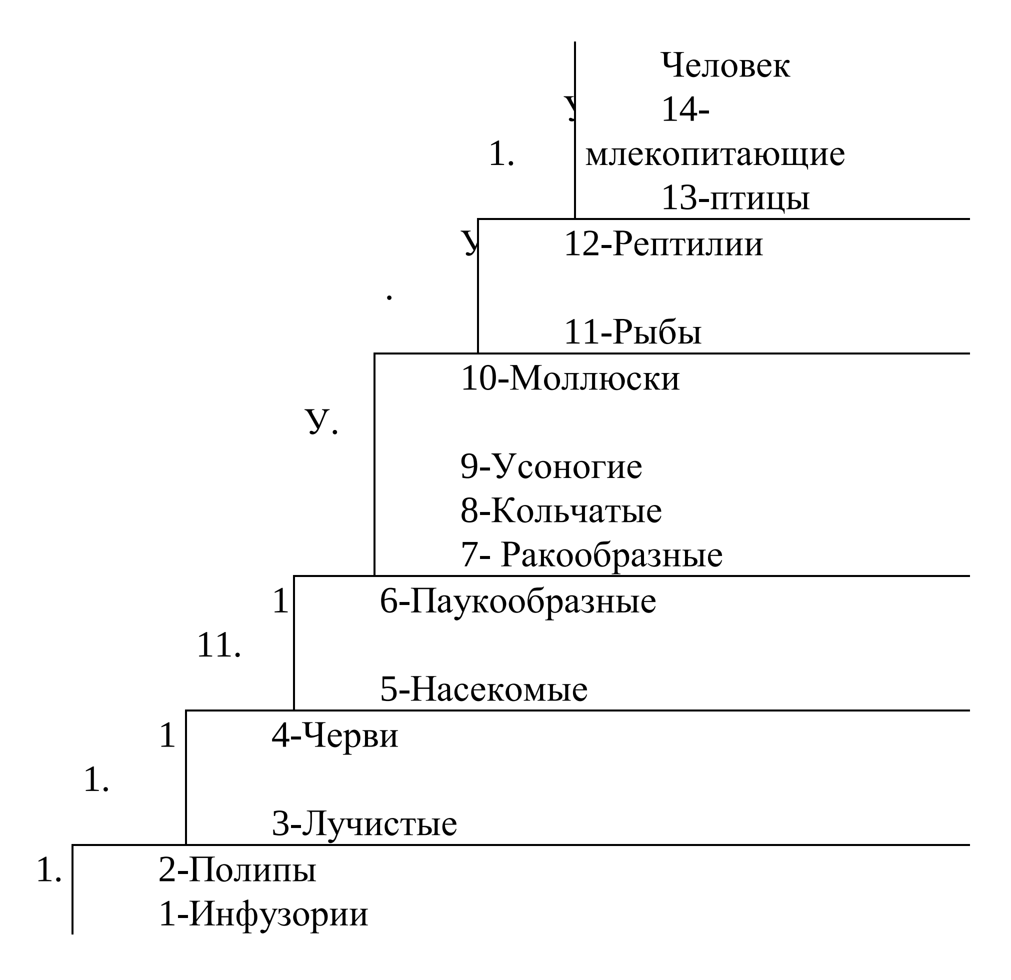
Эволюция (от лат. “эволюцио” - развертывание) - необратимый процесс исторического развития живой природы. Слово “эволюция” впервые употребил М. Хейл (1677), как термин, объединяющий индивидуальное и историческое развитие организмов.

Французский биолог Ж.-Б.Ламарк в 1809 г. выдвинул гипотезу о механизме эволюции, в основе которой лежали две предпосылки: упражнение и неупражнение частей организма и наследование приобретенных признаков. Он же и есть - создатель первого эволюционного учения.

С точки зрения ламаркизма, длинная шея и ноги жирафа результат того, что многие поколения его коротконогих и короткошеих предков питались листьями деревьев, за которыми им приходилось постоянно тянуться вверх. Морфология многих организмов объяснялась как следствие приспособленности к условиям их среды обитания, а также передача приобретенных признаков из поколения в поколение.

Свои взгляды на историческое развитие органического мира Ж.-Б.Ламарк отразил в книге “Философия зоологии” (1809). Ж.-Б. Ламарк создал естественную систему животных, основанную на принципе родства между организмами. Всех известных животных он разделил по уровню их организации и все 14 выделенных классов он разделил

на 6 градаций, или последовательных ступеней усложнения их организации:



Ж.-Б. Ламарк впервые в истории биологии сформулировал положение об эволюционном развитии живой природы: жизнь возникает путем самозарождения простейших живых тел из веществ неживой природы. Дальнейшее развитие идет по пути прогрессивного усложнения организмов, т.е. путем эволюции.

В ламарковском толковании причин изменения видов в природе есть серьезные недостатки, заключающиеся в изменении ряда признаков, которые не способны упражняться (волосяной покров, жирность молока и др.). Кроме того, не все изменения, возникающие у организмов под влиянием окружающей Среды, наследуются.

3.3. Основные положения эволюционного учения Ч. Дарвина

Сущность эволюционного учения заключается в следующих основных положениях:

1. Все виды живых существ, населяющих Землю, никогда не были кем-то созданы.

2. Возникнув естественным путем, органические формы медленно и постепенно преобразовывались и совершенствовались.

3. В основе преобразования видов в природе лежат такие свойства организмов, как *изменчивость и наследственность*, а также постепенно происходящий в природе *естественный отбор*.

Естественный отбор осуществляется через сложное взаимодействие организмов друг с другом и с факторами неживой природы; эти взаимоотношения Дарвин назвал *борьбой за существование*.

4. Результатом эволюции является приспособленность организмов к условиям их обитания и многообразие видов в природе.

Эволюционная теория, созданная Ч.Дарвиным сокрушила креоцизм и лишила его господствующего положения в вопросах появления жизни.

Усилия всех исследователей были направлены на изучение ископаемых остатков живых организмов и воссоздание истории органического мира, сравнение строения ранее живших и ныне существующих видов, сравнение стадий развития организмов разных видов. Ископаемые *переходные формы* являются доказательством эволюции. Например, археоптерикс - первоптица юрского периода - связующее звено от рептилий к современным птицам. Другие примеры переходных форм - кистеперые рыбы, являющиеся связующей формой между рыбами и амфибиями: семенные папоротники - переходная форма между папоротниками и голосеменными.

Еще одним доказательством эволюции являются палеонтологические ряды. Ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза (исторического развития) называются палеонтологическими, или филогенетическими рядами. В настоящее время палеонтологические ряды обнаружены в эволюции морских ежей, слонов, китов, носорогов, некоторых родов моллюсков и других животных.

Сходство в строении организмов разных таксонов, как свидетельство происхождения их от общего предка, являлось в то же время косвенным доказательством эволюции. Сравнительно-анатомические исследования показали, что конечности некоторых позвоночных, напри-

мер, ласты кита, лапы крота, крокодила, крылья птиц, летучих мышей, руки человека, несмотря на выполнение разных функций, имеют общие черты строения и общее происхождение - это *гамологичные органы*. Примерами гамологии у растений будут стеблевые чешуи хвоща, колючки барбариса, почечные чешуи и др.

В природе часто наблюдаются случаи сходства органов по внешнему виду и выполняемым функциям, которые имеют разное происхождение. Например, крылья птиц и бабочек - *аналогичные органы*. К аналогичным органам у растений можно отнести колючки барбариса (видоизмененные листья), колючки белой акации (видоизмененные прилистники), колючки боярышника (видоизмененный побег).

Одним из доказательств эволюции служат также рудиментарные и атавистические органы, имеющиеся у многих организмов. *Рудименты* (лат. rudimentum - зачаток, первооснова) - это органы. которые закладываются в ходе эмбрионального развития, но в дальнейшем перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии. Иными словами рудименты - это органы, утратившие свое значение в ходе эволюции. Задние конечности у кита, скрытые внутри тела, доказывают родство его с наземными предками. Рудиментированы конечности у змей, зубы муравьедов и др.

Атавизмы (лат. atavua - предок) - появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у их отдаленных предков, но были утрачены в ходе эволюции. Известны случаи атавистического проявления у человека: развитие дополнительных пар молочных желез, волосяного покрова на всем теле, хвоста. Возникновение атавизмов указывает на историческую связь между вымершими и ныне существующими формами.

Сходство зародышевого развития позвоночных. В пользу эволюции органического мира говорят *данные эмбриологии*. Эмбриологами было обнаружено, что все многоклеточные организмы (животные) развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки, которая в процессе развития у всех животных проходит стадию дробления, бластулы, гаструлы и др.

С большей отчетливостью выступает сходство эмбриональных стадий в пределах отдельных типов или классов. Например, у всех позвоночных обнаруживается закладка жаберных дуг, сходство в форме тела, наличие хвоста, зачатков конечностей.

По ходу эмбрионального развития последовательно происходит расхождение признаков зародышей, приобретающих черты, характеризующие класс, отряд, род и, наконец, вид, к которому они принадлежат.

Биогенетический закон. Немецкие ученые Ф. Мюллер и Э.Геккель во второй половине X1X в. установили *закон соотношения онтогенеза*, который получил название биогенетического закона. Согласно этому закону, каждая особь в индивидуальном развитии (онтогенезе) повторяет историю развития своего вида (филогенез), или *онтогенез есть краткое повторение филогенеза*.

Например, у всех без исключения позвоночных животных в онтогенезе закладывается хорда - признак их отдаленных предков, у головастиков - бесхвостых земноводных - развивается хвост.

3.4. Движущие силы эволюции

В эволюционной теории Ч. Дарвина предпосылкой эволюции является *наследственная изменчивость*, а движущими силами - *борьба за существование и естественный отбор*.

Изменчивость - процесс возникновения отличий у потомков по сравнению с предками, которые обусловливают многообразие особей в пределах сорта, породы под влиянием генетико-экологических факторов эволюции. Проанализировав *формы изменчивости* Ч. Дарвин выделил среди них три: *определенную, неопределенную и коррелятивную*.

Определенная, или групповая, изменчивость возникает под влиянием какого-либо фактора среды, действующего на все особи одинаково и изменяющегося в определенном направлении. Например, изменения волосяного покрова под влиянием климата. Эта изменчивость является массовой и выражается у всех особей сходным образом. Она ненаследственна.

Неопределенная, или индивидуальная, изменчивость проявляется специфично у каждой особи и выражается в появлении разнообразных отличий у особей одного сорта или породы, находящихся в одинаковых условиях. Например, появление у одного сорта растений экземпляров с разной окраской цветков, разной интенсивностью окраски лепестков и т.п. Неопределенная изменчивость имеет наследственный

характер, т.е. устойчиво передается потомству. В этом заключается ее важное значение для эволюции.

Коррелятивная, или соотносительная, изменчивость - это изменение в каком-то одном органе, вызывающие изменения в других органах. Например, у голубей с длинным клювом длинные ноги и т.п.

Определив форму изменчивости Ч.Дарвин делает вывод о том, что для эволюционного процесса важны лишь *наследуемые изменения*. Согласно Дарвину, основные факторы, эволюции культурных растений - это наследственная изменчивость и отбор, производимый человеком (такой отбор Дарвин назвал *искусственным*).

Естественный отбор - это процесс в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями. При этом на первое место по значению для эволюции Дарвин поставил *индивидуальную изменчивость*.

Одним из главных условий естественного отбора Дарвин считает перенаселение особей, возникающее как следствие геометрической прогрессии размножения.

В природных условиях значительная часть потомства по различным причинам гибнет. Дарвин делает заключение, что перенаселение является основной (хотя и не единственной) причиной возникновения между организмами *борьбы за существование*.

В возникновении борьбы за существование, кроме перенаселения, Дарвин видел и другие причины. Перенаселение только обостряет борьбу за существование, но не является основной причиной.

Борьба за существование проявляется четко между особями одного вида (*внутривидовая*). Занимая одинаковую экологическую нишу особи одной видовой популяции конкурируют жестко и борьба между ними протекает напряженно.

Межвидовая борьба идет, когда виды конкурируют за одни и те же ресурсы, либо когда они связаны отношениями типа “хищник-жертва”, но проходит в менее напряженной форме, чем внутривидовая борьба.

Колебания физико-химических и тем более биотических условий среды в определенный период жизни (при ухудшении условий среды) требуют *приспособляемости* организмов к новым условиям, что усиливает внутривидовую борьбу.

В борьбе за существование выживают наиболее приспособленные и гибнут менее приспособленные организмы, такое явление Дарвин назвал *естественным отбором*.

Концепция “выживания наиболее приспособленных” представляет собой ядро естественного отбора.

Одним из *видов* естественного отбора Дарвин выделил *половой отбор*. Половой отбор - это конкуренция особей одного пола за спаривание с особями другого пола. Дарвин различал две формы полового отбора:

1) когда самки остаются пассивными и происходит прямая борьба между самцами;

2) когда самцы не вступают в прямую борьбу между собой, а конкурируют с целью очаровать самку, выбирающую наиболее привлекательных самцов.

Примером первой формы являются турнирные бои млекопитающих и других животных, в результате которых устраняются от размножения слабые особи, что ведет к появлению сильного потомства.

При второй форме отбора отмечается усиление вторичных половых признаков самцов: яркое оперение, громкие брачные песни, запахи и т.п. В результате такого отбора самцы многих видов становятся особенно заметными. Тем самым они привлекают самок и отвлекают от них хищников.

Основным результатом эволюции Дарвин считал приспособленность организмов к условиям обитания, которая совершенствует организм.

Например, *покровительственная окраска, предупреждающая окраска*. Наряду с этим он также отмечает, что приспособленность организмов к среде обитания (их целесообразность), носит относительный характер. Любое приспособление полезно только для тех условий в которых оно исторически возникло.

Другой важный результат эволюции - многообразие живых организмов. Развитие органического мира от низших форм к высшим Дарвин называет - *прогрессивной эволюцией,* но он не отрицает и морфофизиологического *регресса* (т.е. эволюции форм, приспособления которых к условиям среды идут через упрощение организма), а также *консервативного* направления эволюции.

В начале 40-х годов 20-го века возникла *синтетическая теория эволюции*. В разработку этой теории внесли особый вклад русские, английские и американские ученые.

Развитие дарвинизма нашло свое выражение в создании синтетической теории эволюции, разработанной на основе данных современной генетики, экологии и классического дарвинизма.

Основные постулаты синтетической теории эволюции:

1. Материалом для эволюции служат наследственные изменения - *мутации* (генные).
2. Основной движущий фактор эволюции - *естественный отбор*, возникший на основе *борьбы за существование*.
3. Наименьшей эволюционной единицей является популяция.
4. Эволюция носит *дивергентный* характер, т.е. один таксон может дать ряд дочерних таксонов.
5. Эволюция носит *постепенный и длительный характер*. Происходит последовательная смена одной видовой популяции чередой последующих временных популяций.
6. Вид состоит из множества соподчиненных репродуктивно не изолированных единиц - *подвидов и популяций*.
7. Вид - *целостное и замкнутое образование*. Целостность вида поддерживается миграциями особей из одной популяции в другую, при которых наблюдается обмен аллелями (“поток генов”).
8. Любой реальный таксон имеет *монофилетическое* происхождение.
9. Эволюция имеет *ненаправленный характер*, т.е. не идет в направлении какой-либо конечной цели.

3.5.Предпосылки и элементарные факторы эволюции

Для осуществления эволюционных процессов необходимо наличие фактов, поставляющих эволюционный материал, т.е. приводящих к генетической изменчивости популяции (нарушению равновесия Харди-Вайнберга). Эту роль выполняют: мутационный процесс, комбинативная изменчивость, поток генов, дрейф генов и др.

Важное значение для эволюции имеют факторы, обеспечивающие возникновение барьеров, которые препятствуют свободному скрещиванию. Это различные формы изоляции, нарушающие панмиксию

(свободное скрещивание организмов) и закрепляющие любые различия в наборах генотипов в разных частях популяции.

Один из постулатов синтетической теории эволюции гласит, что *популяция - это элементарная единица эволюции*. А все потому, что эволюция идет только в группе особей. Благодаря большой численности особей популяция представляет собой непрерывный поток поколений, и, в силу мутационной изменчивости, - разнородную (гетерогенную) смесь различных генотипов, в этом основа микроэволюционных процессов.

Вид как целостная система не может быть единицей эволюции, т.к. обычно вид распадается на популяцию

3.6. Мутации и их роль в изменении генетической структуры популяции

Главным источником появления новых аллелей в популяции служат мутации. Частота возникновения новых мутаций обычно невысока (одна мутация на 10000-100000 особей в поколении). Однако у некоторых видов (у высших форм) мутации несут от 10 до 25 % особей (гамет) на одно поколение.

В большинстве случаев у мутированных организмов снижается жизнеспособность. Некоторые мутации могут оказаться нейтральными, а небольшая часть их в определенных условиях может повышать жизнеспособность особей. Мутации сами по себе не приводят к эволюции популяции или рода. Они только являются материалов для эволюционного процесса. Значительный вклад в нарушение генетического равновесия вносит *комбинативная изменчивость* (благодаря кроссинговеру и независимому распределению генов при мейозе, случайному скрещиванию между особями) - *половая рекомбинация*. Важным источником генетического разнообразия в популяциях является *поток генов* - обмен генами между популяциями одного вида. В таком случае происходит перекомбинация генов на межпопуляционном уровне.

Размеры популяций, как пространственные так и по числу особей, подвержены постоянным колебаниям. Колебание численности популяций в природе носит периодический характер. Такие колебания количества особей в популяциях С.С. Четвериков назвал *волны жизни*, или *популяционные волны*. При росте численности популяции ее генофонд окажется иным, так как в нем закономерно возрастает количест-

во особей несущих мутации. Популяционные волны способствуют изменению частот аллелей и генотипов в популяции - это фактор, поставляющий материал для эволюции.

На генетическую структуру популяции может оказывать влияние дрейф генов. Под влиянием каких-то случайных событий в малочисленных популяциях могут происходить изменения частоты аллелей. Эти *случайные изменения концентрации аллелей в популяции и называются дрейфом генов,* который открыли С.Райт и Р.Фишер и независимо от них советские ученые Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов, назвавшие такое явление генетико-автоматическими процессами.

Таким образом, генетическое разнообразие в популяциях достигается совокупным влиянием мутаций, их комбинаций, волн жизни, потока генов и дрейфа генов, которые, в своем большинстве, вызываются влиянием экологических факторов Среды. Совокупность генетических и экологических факторов получила название *генетико-экологических факторов эволюции.*

Лекция 8

3.7. Естественный отбор

В настоящее время выделяют несколько форм естественного отбора, главными из которых является *стабилизирующий, движущий,* или направленный и *дизруптивный.*

Стабилизирующий отбор идет при постоянных условиях жизни популяции. Отсекает формы, отклоняющиеся от уже сложившегося, наиболее приспособленного фенотипа. Способствует сохранению постоянства генотипа (рис. 37). Учение об этом отборе разработал советский ученый И.И. Шмальгаузен. Примером стабилизирующего отбора может служить выживание воробьев со средним размером крыльев в непогоду. В 1898 г. американский орнитолог Г. Бампас после сильного ветра и снегопада обнаружил 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев. При отогревании 72 из них выжило, 64 - погибло. Оказалось, что погибшие воробьи имели или очень длинные, или очень короткие крылья.

Движущий отбор был описан еще Ч.Дарвином, современная разработка его принадлежит Дж.Симпсону, он идет при изменении условий среды. Лучше выживают и размножаются особи более приспособленные к новым условиям среды по сравнению с особями, приспособ-

ленными к старым, вызывает изменение преобладающего генотипа и фенотипа в популяции, т.е. благоприятствует увеличению в ней частоты новых аллелей (рис. 38).

Примером движущегося отбора является появление темноокрашенных форм некоторых видов бабочек под воздействием химических загрязнений атмосферы. За последние 100 лет у более чем 80 видов бабочек появились темные формы. Это явление известно теперь под названием индустриального (промышленного) механизма.

Дизруптивный отбор осуществляется в тех случаях, когда две или более генетически различные формы обладают преимуществом в разных условиях, например, в разные сезоны года (рис. 39). Такой отбор направлен против промежуточных форм. Он как бы разрывает популяцию по данному признаку на несколько групп и при участии изоляции может привести к разделению популяции на две и более. Примером эволюционного действия дизруптивного отбора может быть возникновение карликовых рас хищных рыб (щук). При дефиците объектов питания преимущество приобретают самые быстрорастущие формы, что позволяет им поедать собратьев меньших. С другой стороны выгодное положение будут иметь щурята с максимальной задержкой скорости роста. так как мелкие размеры позволяют ограничиться планктонными кормом.

3.8. Эволюционная роль изоляции популяций и ее формы

При размножении половым путем, вид представляет совокупность связанных между собой популяций. Но, если между отдельными популяциями или группами популяций возникнут какие-либо препятствия, затрудняющие обмен генами (изоляция), это приведет к расчленению вида.

Таким образом, изоляция - это постоянное ограничение панмиксии, т.е. ограничение свободного скрещивания.

Выделяют два основных типа изоляции популяция: *географическая* и *биологическая*. Первая связана с различными изменениями в ландшафте: водные барьеры, горные хребты, лесные массивы. Географическая изоляция может иметь место и в тех случаях, когда вид занимает достаточно обширный ареал и особи разных популяций не могут встречаться и скрещиваться в силу большого расстояния между

популяциями. Например, ареал голубой сорок, ареал вьюна и др.(рис.40).

Вторая, биологическая изоляция, определяется всяческими различиями индивидуумов внутри вида, предупреждающими скрещивание. Выделяют 3 основные формы биологической изоляции: *экологическую, морфофизиологическую и генетическую*. Экологическая изоляция наблюдается тогда, когда потенциальные партнеры по спариванию не встречаются из-за разных мест обитания (биотическая) на одной территории, либо из-за разных сроков созревания (сезонная). Морфофизиологическая изоляция обусловлена особенностями строения и функционирования органов размножения (размеры особей, несоответствие в строении половых аппаратов, гибель половых клеток).

Генетическая изоляция проявляется тогда, когда скрещивающиеся пары имеют существенные различия в строении хромосом их количестве и др., что снижает жизненную способность зигот и зародышей.

Эволюционный смысл изоляции популяций в том, что из-за отсутствия потока генов (результат изоляции) генофонд такой популяции становится самостоятельным, частота встречаемости разных аллелей в нем подобрана естественным отбором применительно к конкретным условиям обитания. это может привести к возникновению нового вида.

3.9. Видообразование, его факторы и способы

Видообразование - это процесс возникновения одного или нескольких новых видов из видов, существовавших ранее. Новые виды могут возникнуть из одного вида (внутривидовое видообразование) или 2 вида дают начало новому виду (межвидовая гибридизация часто встречающаяся у растений). Если внутривидовая видообразование происходит в условиях пространственной разобщенности популяций, то его называют *аллопатрическим* видообразованием (от allos - разный, patria- родина). Например, при изменении растительного покрова в четвертичном периоде произошло разделение ареала ландыша майского на 5 самостоятельных географических ареалов, находящихся на значительном расстоянии друг от друга, в которых сформировались сначала отдельные расы, а в дальнейшем самостоятельные виды ландыша. Сохранившийся на юге Европы ландыш майский вторично рас-

селился по всей Европе (европейская раса). Аллопатрическое видообразование часто называют географическим.

Симпатрическое (syn - вместе) видообразование - это формирование нового вида, находящегося в пределах ареала вместе с материнским видом. Этот способ видообразования не связан с территориальным разобщением популяций в период создания генетической изоляции.

Примером симпатрического видообразования может служить образование сезонных рас (сезонная изоляция) погремка большого. Одна из этих рас созревает (цветет) и размножается до сенокошения, а другая после сенокошения, так возникает сначала новый подвид погремка, а затем и вид. На нескашиваемых лугах погремок цвете все лето.

Второй пример - 2 вида фиалок, произрастающих в одной и той же области, предпочитают различные эдафотопы (местообитания).

В первом и втором примерах действует изолирующий механизм (по Доброжанскому), как фактор процесса видообразования. Это *экологическая форма* изоляции.

Репродуктивная изоляция может действовать и в форме *поведения организмов* (брачные ритуалы видов), в форме *механической разнородности* (различия в строении половых органов у животных и растений) строения тела.

К симпатрическому видообразованию относятся также случаи возникновения новых видов на основе полиплоидий и отдаленной гибридизации. Так, разные виды картофеля имею хромосомные наборы 12, 24, 48, 72. Полиплоиды, как правило, более жизнеспособные и могут вытеснять родительский вид. Полиплоидия известна у таких животных как иглокожие, членистоногие, кольчатые черви и др.

3.10. Основные направления эволюции – биологический прогресс и биологический регресс

Прежде всего следует отметить, что в 1927 г. Ю.А. Филипченко предложил разделить эволюцию на 2 процесса - микроэволюцию и макроэволюцию. Под *микроэволюцией* понимается дивергенция от популяционного до видового уровня, а под *макроэволюцией* - дивергенция на уровне выше вида. Микроэволюция происходит внутри вида и

его популяций и может привести к образованию из одного вида другого (рис. 41).

Дивергенция - это независимое образование различных признаков у родственных организмов. В основе дивергенции лежит экологическая дифференциация вида (или группы видов) на самостоятельные ветви. При дивергенции сходство между организмами объясняется общностью их происхождения, а различия - приспособлением к разным условиям Среды обитания. Примером дивергенции форм является возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям вьюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах. Дивергенция любого надвидового масштаба - результат действия изоляции и в конечном итоге естественного отбора, выступающего в форме группового отбора, основанного на отборе индивидуумов внутри популяций. В результате дивергенции у родственных форм возникают *гомологичные органы* - сходные по происхождению, но отличающиеся по строению в связи с выполняемыми функциями. Например, к гомологичным органам относятся конечности наземных позвоночных и конечности водных позвоночных (тюлень, нерпа, дельфин).

Параллелизм (параллельное развитие), как способ существования - процесс эволюционного развития в сходном направлении 2 или нескольких, первоначально дивергировавших групп.

В эволюции может наблюдаться также *конвергенция* - процесс эволюционного развития 2 или более неродственных групп в сходном направлении. Классическим примером конвергентного развития считается возникновение сходных форм тела у акуловых (первичноводные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы) и др. Конвергенция как способ эволюции групп характерная для эволюционного процесса на любом уровне: среди семейств, отрядов, классов. При конвергентном способе эволюции возникают *аналогичные органы*, разные по происхождению, но близкие по внешнему строению в силу выполнения в одинаковой среде сходных функций. Например, - крылья птиц, насекомых и летучих мышей, роющие конечности медведки и крота, колючки у барбариса (листья) и белой акации (прилистники).

Биологический прогресс характеризуется возрастанием приспособленности организмов к окружающей среде, что приводит к увели-

чению численности особей вида, расширению его ареала и образованию новых популяций, подвидов и видов.

Биологический регресс — это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности особей, вида и сокращение его ареала. В итоге биологический регресс ведет к вымиранию вида.

Академик А.Н. Северцов выделил несколько путей эволюции: арогенез, или ароморфоз, аллогенез, или идиоадаптацию, катагенез, или дегенерацию, гипергенез и др.

Арогенез — путь повышения уровня организации, развитием приспособлений широкого значения, расширением среды обитания данной группы организмов.

На путь арогенеза группа организмов вступает, вырабатывая определенные приспособления, называемые *ароморфозами*. Примеров ароморфоза может быть бесконечно много: дифференцировка органов пищеварения, дифференцировка зубного аппарата у млекопитающих, теплокровность — все это уменьшает зависимость организма от окружающей среды. Ароморфозы сыграли важную роль в эволюции всех классов животных. Например, в эволюции насекомых большое значение имело появление трахейной системы дыхания и преобразование ротового аппарата.

Трахейная система обеспечила резкое повышение активности окислительных процессов в организме, что вместе с появлением крыльев обеспечило им выход на сушу. Необычайное разнообразие ротового аппарата у насекомых (сосущий, колющий:, жующий) позволило им приспособиться к питанию самой разнообразной пищей. Появление речи — крупный ароморфоз в эволюции человека.

Аллогенез — путь эволюции без повышения общего уровня организации. Аллогенезы осуществляются благодаря мелким эволюционным изменениям, повышающим приспособление организмов к конкретным условиям обитания, называемым *идиоадаптациями*, или *алломорфозами*. Например, защитная окраска у животных, разнообразные приспособления плодов и семян к распространению, к жизни в толще воды (светлое брюшко и темная спина) и т.п. Аллогенез часто приводит к узкой специализации отдельных групп.

Катагенез (дегенерация) — путь эволюции, связанный с переходом в более простую среду обитания и ведущий к упрощению строения и образа жизни, но не обязательно к угасанию данной группы.

Например, у паразитических плоских червей (*бычий цепень, лентец широкий*) нет кишечника,

Пути эволюции органического мира тесно взаимосвязаны друг с другом.

Согласно современным представлениям о естественном отборе, эволюция не может прекратиться, она будет продолжаться до тех пор, пока на Земле существует жизнь. Поскольку геологические и климатические условия непрерывно меняются, то меняются и условия, в которых живут организмы. При этом не прекращается давление естественного отбора и всегда будут выживать наиболее приспособленные организмы.

Вымирание отдельных форм делает эволюцию необратимой. Кроме того, невозможен возврат к прежнему состоянию какой-либо группы, поскольку нет организмов, живущих вне связи с другими видами; Для возврата к прежнему состоянию необходимо восстановление всех связей вида с окружающей средой в обратном направлении, а это невозможно.

3.11. Онтогенез, филогенез и их взаимосвязи

Онтогенез, или индивидуальное развитие - это развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла. Иными словами, онтогенез - такое же неотъемлемое свойство жизни, как и эволюция. Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации. Обычно онтогенез делят на предэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды, каждый из которых в свою очередь состоит из ряда последовательных стадий и этапов. Например, в эмбриональном периоде позвоночных животных выделяются 3 стадии дробления, стадия бластулы, гаструлы и нейрулы.

Филогенез - это историческое развитие того или иного вида или группы. В 1866 г. немецкий ученый Э.Геккель, на основании эмбриологических работ немецкого зоолога Ф.Мюллера (1864 г.), сформулировал *биогенетический* закон, который отражает взаимосвязь онтогенеза и филогенеза. Согласно этому закону каждая особь в индивидуальном развитии (онтогенезе) повторяет историю развития своего вида (филогенез) или, короче, онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза.

Например, в филогенезе и онтогенезе развитие начинается с одной клетки и заканчивается сложно дифференцированными организмами. Все эмбрионы наземных позвоночных животных на определенных стадиях эмбриогенеза имеют жаберные щели и другие сходные черты с эмбрионами их далеких предков. У взрослых лягушек голень представлена одной костью, хотя в эмбриогенезе закладывается в виде 2 костей, соответствующих малой и большой берцовым костям отдаленных предков - стегоцефалов.

Н.А.Северцев уточнил и дополнил положения биогенетического закона. Он доказал, что в процессе онтогенеза происходит выпадение отдельных этапов исторического развития, повторение зародышевых стадий предков, а не взрослых форм, каких не было у предков. Таким образом, онтогенез не только повторяет филогенез, но и является источником новых направлений филогенеза.

ЧАСТЬ II

Лекция 9

IV. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Многообразие современного органического мира составляет более 2 млн видов. Классифицировать живые существа на определенные систематические категории стало возможно благодаря науки систематики.

Основной таксономической категорией является вид. Каждый вид имеет научное латинское название, состоящее из двух слов (бинарная номенклатура К.Линнея), где первое слово — родовое имя (существительное), а второе - видовой эпитет (прилагательное). Например, Plantago major L. — подорожник большой, Canis familiaris L. — собака домашняя и др. Заглавная буква в конце названия вида указывает на начальную букву фамилии автора, изучившего этот вид и давшего ему название. В данном примере – (L) Линней.

Соподчиненность систематических категорий имеет следующий порядок: вид → род → семейство → отряд (у животных); порядок (у

растений) → класс → тип (у животных); отдел (у растений) → царство.

Существуют и промежуточные таксономические категории (единицы) — надцарство, подцарство, надкласс, подкласс, подотряд, подсемейство, подрод. В пределах вида различают подвиды, разновидности, формы и др.

Порядок соподчиненности систематических категорий указывает на то, что из систематических единиц более низкого таксономического ранга (категорий) состоят все таксономические категории более высокого ранга.

По современной классификации все организмы объединяются в два надцарства - Доядерные (Прокариоты) и Ядерные (Эукариоты), которые включают 5 царств: Дробянки, Архебактерии, Грибы, Растения и Животные, Система организмов может быть представлена в следующем виде:

А. Надцарство Доядерные организмы (Прокариоты) (Procaryota)

Царство Дробянки (Mychota)

Царство Архебактерии

Б. Надцарство Ядерные организмы (Эукариоты) (Eucaryota)

Царство Грибы (Mycota, или Fungi)

Подцарство Низшие грибы (Myxobionta)

Подцарство Высшие грибы (Mycobionta

Царство Растения (Vegetabilia, или Plantac)

Подцарство Низшие растения (Tallophyta)

Подцарство Высшие растения (Embryobionta)

Царство Животные (Animal)

Подцарство Одноклеточные , или Простейшие (Protozoa)

Подцарство Многоклеточные (Metazoa)

Вирусы представляют собой группу - *неклеточных* форм жизни.

4.1. Надцарство доядерные организмы (прокариоты)

В составе надцарства доядерных организмов 2 царства – Дробянки и Архебактерии. Царство Дробянки включает два подцарсгва — Бактерии и Цианобактерии.

Бактерии. Величина большинства бактерий колеблется от десятых долей микрона до 10 -13 мкм. Формы бактерий разнообразны. Среди них есть шаровидные (кокки), прямые палочковидные (бациллы), изогнутые (вибрионы), спиралевидные (спириллы). Кокки, сцепленные попарно, получили название диплококки, соединенные в виде цепочки - стрептококки или в виде гроздей — стафилококки. Реже встречаются нитчатые формы (рис. 42).

На этом уровне организации можно выделить самые разнообразные группы организмов таксономический состав которых представлен на рисунке 43.

Структурные, физиологические и химические свойства бактерий и цианобактерий.. Ряд бактерий снабжены органоидами движения — жгутиками (от 1 до 50). Способ расположения жгутиков – систематический признак подвижных бактерий. Наличие слизистой капсулы у многих бактерий обеспечивает им способность к скользящему движению. Бактериальная клетка покрыта оболочкой, которая состоит из плазматической мембраны, клеточной стенки и капсулы, выполняющих свои функции (рис. 44).

Полупроницаемая плазматическая мембрана обеспечивает избирательное поступление веществ в клетку и выделение из нее отходов метоболизма. Впячивания мембраныобразуют *–мезосому,* которая способна функционировать как митохондрии, хлоропласты и аппарат Гольджи.

Клеточная стенка бактерий выполняет защитные функции и содержит муреин, придающий ей жесткость. В цитоплазме клетки находится нуклеоид, содержащий 1 кольцевую молекулу ДНК. Ядрышки у бактерий не обнаружены, но количество рибосом достигает иногда 20 тыс. на клетку). У некоторых водных и почвенных бактерий в цитоплазме имеются газовые вакуоли, которые способствуют перемещению клеток в воде и почве, изменяя концентрацию газов.

Запасные вещества бактерий - полисахариды (крахмал, гликоген), жиры, полифосфаты, сера.

Большинство бактерий бесцветны и только некоторые (зеленые и пурпурные) содержат в цитоплазме пигменты.

Размножаются бактерии простым бинарным делением клетки. Неразобщенные после такого деления клетки образуют характерные группы (диплококки и др.). Размножение почкованием встречается у бактерий как исключение, а у некоторых обнаружены упрощенные

формы полового процесса (конъюгация). Например, у кишечной палочки после передачи генетического материала из одной клетки в другую они разъединяются.

Спорообразование свойственно только бациллам и клостридиуму. Споры обеспечивают жизнеспособность бактериям в условиях длительного высыхания, нагревания свыше 100 °С и охлаждения почти до абсолютного нуля.

В благоприятных условиях споры набухают и прорастают, образуя новую вегетативную клетку бактерий.

Бактерии содержатся в воздухе, почве, воде, снегах полярных областей и горячих источниках с температурой около 90 ^{0}С. Концентрация их в почве от 200 млн. до 2 млрд. и более особей на 1 г в зависимости от трофности и глубины расположения почвенных слоев.

По типу питания бактерии делятся на две группы: автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные бактерии, по источнику энергии, используемой для синтеза органических веществ, делятся на фото- и хемосинтезирующие бактерии.

Гетеротрофные бактерии могут быть сапрофитами, использующими в пищу вещества мертвых остатков и паразитами, использующими в пищу вещества живых растений, животных и человека. К сапрофитам относятся бактерии гниения и брожения, расщепляющие азотсодержащие и углеродсодержащие соединения. В обоих случаях выделяется энергия, необходимая для их жизнедеятельности.

Роль бактерий в природе достаточно велика. Вместе с грибами, водорослями и лишайниками они разрушают горные породы, способствуя почвообразовательным процессам (пионеры в образовании биоценозов). Благодаря жизнедеятельности бактерий, образовавшиеся при разложении и минерализации органических веществ простые неорганические соединения (аммиак, сероводород, диоксид углерода и др.) вовлекаются в общий круговорот веществ, без которого была бы невозможна жизнь на Земле.

Почвенные бактерии (азотобактер и клубеньковые бактерии) обогащают почву азотом, поселяясь на корнях бобовых растений (люпин, клевер, люцерна и др.).

Проникая через корневой волосок в корень, они вызывают сильное разрастание клеток корня в форме клубеньков. Сначала они живут за счет растения, а затем начинают фиксировать свободный азот с по-

следующим образованием аммиака (NH_3), а из него нитритов и нитратов.

Образовавшихся азотистые вещества идут на питание бактерий и растений, а часть их выделяется в почву, повышая ее плодородие. В этом случае имеет место симбиотическое взаимоотношения двух организмов: бактерии получают от своего хозяина углеводы, образовавшиеся при фотосинтезе и снабжают растения аминокислотами и другими продуктами связывания молекулярного азота.

Бактерии играют положительную роль в хозяйственной деятельности человека и в промышленности. Они используются в приготовлении пищевых продуктов из молока, способствуют консервированию продуктов. Широко используются для получения молочной, масляной, уксусной и пропионовой кислот. В процессе их жизнедеятельности образуются биологически активные вещества — антибиотики, витамины, аминокислоты, используемые в медицине.

Отрицательная роль бактерий принадлежит болезнетворным, или патогенным, бактериям, Они способны проникать в ткани животных, растений и человека и выделять при этом вещества, угнетающие защитные силы организма, усиливая патогенное действие возбудителей болезни.

Поражают бактерии и растения, вызывая у них бактериозы (пятнистость, увядание, ожоги, мокрые гнили, опухоли и др.). Бактериозы характерны для томатов, капусты, картофеля, огурцов, свеклы, бобовых культур и плодовых деревьев.

Сапротрофные бактерии играют не только положительную роль, обеспечивая круговорот веществ в природе, но и отрицательную, вызывая гниение продуктов питания. При этом наряду с выделением CO_2, аммиака и энергии, происходит образование ядовитых веществ и может случиться самовоспламенение (например, влажного сена, зерна, навоза).

Методы борьбы с гнилостными бактериями:

1) высушивание плодов, грибов, мяса, рыбы, зерна;

2) охлаждение и замораживание их;

3) маринование в уксусной кислоте;

4) создание гипертонической среды использованием соли или сахара.

При засолке овощей, квашении капусты происходит сбраживание сахаров молочнокислыми бактериями, накапливается молочная ки-

слота и создается кислая среда, угнетающая развитие других бактерий.

Для уничтожения вегетативных форм бактерий и сохранения продуктов применяется метод *пастеризации* — нагревание до 65 °С в течение 10-20 мин, а для освобождения среды от спорообразующих бактерий наибольший эффект дает метод *стерилизации* - кипячение при температуре 120-130 ^0C и повышенном давлении в автоклавах. При этом денатурируются белки и гибнут все бактериальные клетки. Кроме этого в медицине, пищевой промышленности и сельском хозяйстве используются дезинфицирующие средства - йод, марганцевокислый калий, борная кислота, хлор и другие вещества.

Цианобактерии. Эти организмы очень древние и уникальные в морфологическом и физиологическом отношении группа. Чрезвычайная роль цианобактерий в почве и водоемах заключается в их способности фиксировать свободный азот, особом типе фотосинтеза и прижизненном выделении органических веществ.

Отдел состоит из одноклеточных, колониальных и многоклеточных (нитчатых) форм. Большое разнообразие фотосинтезирующих пигментов, расположенных в цитоплазме (хлорофилл *a*, фикоциапин, фикоэритрин и аллофикоциапин) позволяет цианобактериям поглощать света различной длиной волны.

У некоторых нитчатых цианобактерий имеется специализированные клетки — гетероцисты с сильно утолщенными бесцветными двухслойными оболочками, принимающими участие в фиксации азота и в размножении.

Размножаются цианобактерии вегетативно и спорами. Половой процесс и жгутиковые подвижные формы и стадии не выявлены.

Распространены эти бактерии очень широко (в соленых и пресных водах, в почве, на скалах, в горячих источниках, входят в состав лишайников). Они обогащают почву азотом и органикой, служат пищей для зоопланктона и рыб, могут использоваться для получения, продуцируемых ими в процессе жизнедеятельности аминокислот, витамина B_{12} и др. Такие виды как носток, спирула, могут применяться в пищу.

Массовое размножение цианобактерий вызывает «цветение» воды, с последующим их гниением, вызывающим заморы рыб и ухудшение качества питьевой воды.

4.2. Царство Вирусы (Virus)

Вирусы - неклеточные формы жизни, представляющие собой переходную форму между неживой и живой материей.

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым Д.И. Ивановским при исследовании мозаичной болезни листьев табака.

Вирусы отличаются очень простым строением. Каждая частица вируса состоит из РНК или ДНК, заключенной в белковую оболочку (капсид). Полностью сформированная вирусная частица - *вирион*. Вирус герпеса или гриппа имеет дополнительную оболочку, возникшую из плазматической мембраны клетки-хозяина.

Вирусы не способны жить вне клетки-хозяина. Многие из них во внешней среде напоминают кристаллы. Размеры вирусов колеблются от 20 до 300 нм.

Хорошо изучено строение вируса табачной мозаики (рис. 45). Белковая оболочка защищает молекулы РНК или ДНК от воздействия внешних агентов, способных проникнуть внутрь (ферменты) и разрушить нуклеиновые кислоте. Эффект действия вируса заключается в том, что в пораженной клетке по программе нуклеиновой кислоты вируса рибосомами хозяина синтезируются специфические вирусные белки и происходит самосборка этих белков с нуклеиновыми кислотами в новые вирусные частицы. Клетка-хозяин при этом истощается и гибнет.

Бактериофаги - или фаги, способны проникать в бактериальную клетку и разрушать ее. По своему строению и вирулентности бактериофаги существенно отличаются от других вирусных частиц (рис. 45).

Бактериофаг при помощи отростков прикрепляется к поверхности (бактерии) кишечной палочки и с помощью фермента растворяют клеточную стенку в точке соприкосновения. После этого за счет сокращения головки молекула ДНК через полый стержень впрыскивается в клетку. Примерно через 10—15 мин. под действием этой. ДНК перестраивается весь метаболизм бактериальной клетки и начинает синтезировать ДНК бактериофага, а не собственную ДНК. При этом синтезируется и фаговый белок. Завершается этот процесс образованием 200-1000 новых частиц и гибелью клетки (рис. 46).

Поселяясь в клетках растений и животных, вирусы вызывают многие опасные заболевания (мозаичная болезнь табака, томатов,

огурцов; скручивание листьев, карликовость; ящур, чума, бешенство, инфекционная анемия лошадей и др.), что резко снижает урожайность культур и приводит к массовой гибели животных.

Вирусы вызывают также многие опасные заболевания человека: грипп, корь, оспу, полиомиелит, свинку, бешенство и др. В последние годы к ним прибавилось еще одно страшное заболевание — СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита). Возбудитель болезни — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) - размножается главным образом в клетках иммунной системы, снижая, а в дальнейшем и уничтожая защитные функции организма по отношению к микробам, в обычных условиях не вызывающим заболевания.

Один из наиболее распространенных путей передачи вируса СПИДа — половые контакты. Другой путь инфицирования – нестерильность медицинских инструментов, которыми часто пользуются наркоманы. Возможна передача инфекции через кровь, медикаменты и при пересадке органов.

Гарантией безопасности от СПИДа является здоровый образ жизни, крепость брачных уз и семьи, борьба с половой распущенностью и наркоманией.

Происхождение вирусов в процессе эволюции пока неясно. Зависимость их от клеточных организмов, дает основание считать, что они не могли появиться раньше клеток. Есть предположение, что вирусы - это сильно дегенерировавшие клетки или их фрагменты, приспособившиеся к паразитизму и утратившие все, кроме наследственного аппарата в виде нуклеиновой кислоты и защитной оболочки.

Лекция 10

4.3. Ядерные организмы (эукариоты)

Они характеризуются наличием в их клетках ядра, окруженного ядерной оболочкой. Генетический материал локализован в хромосомах, состоящих из ДНК и белка. Кроме ядра в клетках имеются такие оргоноиды как митохондрии, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, а у растений — еще пластиды и вакуоли. К эукариотам относятся три царства — Грибы, Растения и Животные.

4.4. Царство Грибы (Fungi)

Грибы — это одна из самых больших и процветающих групп организмов, к ней относится более 80000 известных видов. Грибы являются гетеротрофами, сочетающими признаки растений и животных. Признаки растений у грибов - клеточная стенка, неподвижность в вегетативном состоянии, размножение спорами и частями мицелия, неограниченный рост, поглощение пищи путем осмоса, с животными их сближает гетеротрофное питание, наличие в клеточной стенке хитина, отсутствие в клетках пластид и фотосинтезирующих пигментов, накапливание гликогена как запасного вещества, образование и выделение продукта жизнедеятельности — мочевины.

Вегетативное тело грибов – это мицелий, состоящий из тонких бесцветных нитей (гиф). с верхушечным ростом и боковым ветвлением.

У *низших грибов* гифы мицелия лишены перегородок и он представляет собой как бы одну гигантскую клетку, часто разветвленную. Дрожжи и некоторые другие грибы мицелия не имеют.

У *высших грибов* развивается как бы многоклеточный мицелий, (гифы имеют перегородки – септы), гифы которого плотно переплетаются, образуя ложную ткань —плектенхиму (у многих шляпочных грибов). Плотное сплетение гиф, на поверхности или внутри которых образуются споры, называется *плодовым телом*. Гифы не имеют клеточного строения. Протоплазма может быть разделена или совсем не разделена. Имеющиеся поперечные перегородки гиф называются *септами*. Септы делят содержимое гиф на отдельные отсеки (*компартменты)*, внешне похожие на клетки. Образование септ не связано с делением ядер.

В центре септы имеется пора через которую может перетекать протоплазма из компартмента в другой. В каждом компартменте могут содержаться от одного до нескольких ядер (до 30), митохондрии, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и другие органеллы. Запасными питательными веществами, служат гликоген, валютин и жиры. Крахмал не образуется.

Грибы – гетеротрофы, т.е. им нужны органические источники углерода, азота (аминокислоты), неорганические ионы (например, K^+, Mg^{2+}) микроэлементы (например, Fe, Zn и Cu) и органические факторы роста (такие, как витамины).

По способу питания различают 3 основные группы грибов: сапрофиты, паразиты и симбионты.

К *грибам-сапрофитам* относятся шляпочные грибы, предпочитающие места с разлагающейся органикой (почва с подстилкой, гниющая древесина (опенок) и др. Разветвленные в субстрате гифы мицелия образуют грибницу на которой, в процессе развития, формируются органы спороношения — плодовые тела, состоящие из ножки (пенька) и шляпки.

У одних грибов нижний слой шляпки состоит из радиально расположенных пластинок – это пластинчатые грибы (рис.47).

У других грибов нижний слой состоит из многочисленных трубочек – это трубчатые грибы. На пластинках, в трубочках, а у некоторых представителей на шипиках и иголочках образуются десятки миллионов спор, способствуя тем самым широкому распространению грибов с помощью ветра, воды, насекомых и других животных.

Размножаются грибы вегетативным, бесполым и половым путем. Вегетативное размножение осуществляется почкованием или частями мицелия, иногда распадающегося на отдельные клетки.

Бесполое размножение осуществляется посредством эндо- или экзоспор. Эндогенные споры образуются внутри специализированных клеток — спорангиях. Экзогенные споры, или конидии, возникают на концах особых выростов мицелия, называемых конидиеносцами (рис. 47). Конидиальное спороношение характерно для высших грибов. В благоприятных условиях спора прорастает, образовав новый мицелий.

Половое размножение грибов происходит в результате слияния 2 гамет (разнополых) с образованием зиготы. У некоторых грибов происходит слияние гаметангиев, не дифференцированных на гаметы.

Среди шляпочных гримов есть как съедобные, так и ядовитые. Свежие съедобные грибы на 84 — 94 % состоят из воды. В сухом веществе плодового тела содержится в среднем 20 - 40 % белка, 17 .- 60 % - углеводов, 1,5 - 10 % - липидов, б — 25 % — минеральных элементов (К, Р. Са, Fe), органических кислот, витаминов (А, B_1, B_2, D, PP), смол и эфирных масел, придающих грибам своеобразный запах и вкус. Белки грибов усваиваются только на 58 — 85;%, т.е. хуже, чем белки растительных продуктов. Наиболее ценными являются съедобные (шляпочные) грибы - *белый, рыжик, груздь настоящий, шампиньон, подосиновик, масленок*.

Наиболее ядовитыми являются шляпочные пластинчатые грибы, такие как *бледная поганка, желчный гриб, мухоморы, ложные опята* и др., попадая в пищу, могут вызвать серьезные отравления, а иногда со смертельным исходом. Отравление может быть вызвано и неядовитыми, но несвежими грибами.

Плесневые грибы развиваются сапротрофно, на увлажненных продуктах, плодах и овощах, вызывая их порчу. Известным представителем плесневых грибов является *пеницилл*. Встречается в виде плесени зеленого, сизого, голубого цвета на почве и продуктах растительного происхождения, делая их непригодными к употреблению.

Виды рода Penicillium используются для приготовления пенициллина — одного из основных антибиотиков/

Дрожжи не имеют грибницы и представляют собой одноклеточные неподвижные организмы овальной формы, размером 8—10 мкм (рис. 48). Размножаются дрожжи почкованием, некоторые виды — путем деления, а при избытке в среде кислорода - половым процессом в виде копуляции двух клеток. Образовавшаяся зигота превращается в сумку с 4 — 8 спорами.

Дрожжи широко используются в пищевой промышленности. Пивоваренное производство использует дрожжи рода Saccharomyces для превращения сахара в двуокись углерода и спирт, конечная концентрация которого 4-8 %. В виноделии используются дикие дрожж, находящиеся на кожуре ягод и сбраживающие виноградный сок. Конечная концентрация спирта достигает 8-15 %, а этого вполне достаточно, чтобы дрожжи погибли. После этого вино могут выдерживать несколько лет, чтобы оно созрело. Особенность действия дрожжей заключается в том, что развиваясь на сахаристых средах они вызывают спиртовое брожение, в результате которого выделяются этиловый спирт и диоксид углерода:

$$C_6\,H_{12}\,O_6 \qquad 2C_2\,H_5\,OH + 2CO_2 + \text{энергия.}$$

Грибы-паразиты поражают преимущественно растения, снижая урожайность многих культур.

Фитофтора - опасный паразит пасленовых (помидоры, картофель), поражающий их вегетативные органы. Проявляется болезнь в виде некрозов, пятен, гнилей, язв на надземных и подземных частях растений. Больные растения завядают, сильно отстают в росте и раз-

витии и гибнут. Больные клубни плохо хранятся и при высадке служат основным источником первичной инфекции на поле.

Мучнисторосяные грибы поражают пшеницу, рожь, люпин, крыжовник, виноградную лозу, сеянцы дуба и многие другие культурные и дикорастущие растения. Эти грибы образуют беловатый налет, образованный мицелием, ("мучнистая роса"), который затем становится коричневым.

Головневые грибы поражают злаки (пшеницу, рожь, овес, кукурузу и т.д.). Развивающаяся из споры грибница распространяется по межклетникам стебля, достигает соцветия и разрушает его. От большого количества образующихся на соцветии темных спор оно выглядит как обуглившееся или покрытое сажей.

Известны и многие другие заболевания растений, вызываемые грибами – паразитами: рак картофеля, парша плодовых деревьев, ржавчина и спорынеья зерновых и др.

Трутовые грибы сильно вредят лесному хозяйству, проникая гифами гриба в древесину и питаясь органическими веществами ее клеток. Через несколько лет после заражения на стволе образуются копытообразные плодовые тела.

Около тысячи видов грибов паразитируют также на животных и человеке, вызывая различные заболевания кожи, ногтей, волос (парша, стригущий лишай и др.).

Грибы-симбионты связаны преимущественно с высшими растениями и водорослями, реже - с животными. Примером симбиоза могут быть лишайники, микориза. В лишайниках водорослевые клетки дают грибу кислород и производимые органические вещества, а гриб - минеральные вещества и влагу для водорослевой клетки.

Микориза — это взаимовыгодное сожительство гриба с корнями растений. При этом мицелий гриба оплетает корни растений и проникает только под эпидермис (эктотрофная микориза) или в клетки паренхимы корня (эндотрофная микориза), где могут образовываться клубки. Микоризный гриб способствует растению усваивать труднодоступные вещества гумуса, ассимилирует свободный азот, активизирует ферменты растения. От высших растений гриб получает безазотистые соединения, кислород и корневые выделения, которые способствуют прорастанию спор. У водных растений микориза не обнаружена.

Грибы наряду с бактериями играют важную роль в общем круговороте веществ в биосфере. Разлагая с помощью ферментов органические вещества отмерших организмов, они делают их доступными для автотрофов, участвуют в образовании гумуса (плодородного слоя почвы), выполняют большую санитарную работу по очищению среды.

4.5. Царство растения (низшие растения)

Растительный мир в настоящее время насчитывается более 500 тыс. видов, распространенных на всех континентах Земного шара.

По современной системе растительный мир разделен на Два подцарства — Низшие и Высшие растения.

Низшие растения – это наиболее просто устроенные представители растительного мира, возникшие около 2 млрд. лет назад. Тело этих организмов не расчленено на корень, стебель, лист, а представлено талломом, или слоевищем. В отличие от высших; растений у них отсутствуют ткани, а органы полового и бесполого размножения, как правило, одноклеточные.

Низшие растения — водоросли и лишайники — широко распространены в природе и играют исключительно важную роль в общем круговороте веществ в биосфере.

Водоросли (отделы Водорослей) это сборная группа низших растений, преимущественно обитающих в водной среде. Некоторые водоросли наряду с автотрофным питанием имеют гетеротрофный тип питания.

Известно около 40 тыс. видов водорослей, которые объединены в следующие отделы: Зеленые, Диатомовые, Золотистые, Харовые, Бурые, Красные и др.

Водоросли отличаются исключительным морфологическим разнообразием. Они бывают одноклеточные (хлорелла, хламидомонада и др.), колониальные (вольвокс) и многоклеточные, среди которых есть нитчатые (спирогира) и пластинчатые (ламинария, порфира и др.). Размеры водорослей в пределах каждой из этих форм отличаются огромным диапазоном — от 1 мкм до нескольких десятков метров (некоторые Бурые и Красные). *Макроцистый грушеносный* вырастает за день на 45 см и достигает 160 м (бурые водоросли).

Клеточная оболочка водоросли состоит из целлюлозы и пектиновых веществ. Цитоплазма клетки часто расположена вдоль стенки

тонким слоем и окружает большую центральную вакуоль, содержит ЭР, митохондрии, аппарат Гольджи, одно или несколько ядер.

В хлоропластах водорослевой клетки содержатся фотосинтезирующие пигменты: хлорофиллы а, *в, с, d,* каротиноиды (каротины и ксантофиллы), фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин).

В матриксе хроматофора находятся рибосомы, ДНК, липидные гранулы и особые включения — *пиреноиды*. Пиреноид присущ всем водорослям и некоторым мхам, и являются не только местом скопления запасных питательных вещест, но и зоной их синтеза. Запасают водоросли крахмал, волютин, гликоген, масла и др.

Размножение у водорослей половое и бесполое (спорами и частями таллома). У многих водорослей наблюдается строгое чередование поколений в цикле развития – спорофит (образует споры) и гаметофит (формирует гаметы), которое осуществляют разные особи (красные, бурые, и др.).

Экологические группировки водорослей – фитопланктон (обитают в толще воды), фитобентос (на дне водоемов) и почвенные водоросли. Фитопланктонные организмы, для переноса в толще воды, имеют специальные приспособления (газовые вакуоли, включения липидов и др.)

Обширную экологическую группировку составляют *наземные,* или *воздушные,* водоросли. Они образуют различно окрашенные налеты и пленки на коре деревьев, камнях, заборах и т.д. (Диатомовые и Зеленые водоросли).

Почвенные водоросли живут в толще почвы (Желтозеленые, Диатомовые, Эвгленовые), на снегу и во льдах! Кроме того, водоросли развиваются и в горячих источниках.

Отдел Зеленые водоросли (Chlorophyta). Отдел включает водоросли зеленого цвета, одноклеточные или многоклеточные, размерами от 1 мкм до нескольких десятков сантиметров. Запасное вещество - крахмал, редко масла. Типичными представителями одноклеточных зеленых водорослей являются хламидомонада и хлорелла (рис. 49).

Хламидомонада обитает в мелких лужах, канавах, на почве и снегу. Ее клетка имеют плотную оболочку, на переднем конце тела имеется два жгутика – органы лакомации. В протопласте содержится яд-

ро, хроматофор, красный глазок (стигма) и пульсирующие вакуоли, находящиеся в передней части клетки.

Размножение у хламидомонад бесполое и половое (рис. 49). В первом случае, в результате деления образуется от 2-х до 8 зооспор. Половой процесс изогамный или оогамный. Гаметы образуются внутри материнской клетки, как и зооспоры, но в большем количестве (до 64) и меньших размеров. Оплодотворение происходит в воде, после чего зигота делится с образованием четырех дочерних особей хламидомонады. Могут размножаться делением клетки пополам.

Хлорелла имеет вид микроскопического шарика, одетого гладкой оболочкой и содержащего хроматофор с пиреноидом и ядро. Размножается только бесполым путем, образуя до 64 неподвижных спор.

Благодаря быстрому размножению и высокой скорости ассимиляции (в 3—5 раз выше, чем у наземных растений) хлорелла может за сутки увеличить свою биомассу более чем в 10 раз. В клетках накапливаются масла, витамины: В, С, К. Белок хлореллы содержит все незаменимые аминокислоты. Учеными получены штаммы хлореллы с высоким содержанием липидов (до 85 %) или углеводов (до 60 %). Хлорелла распространена в различных водоемах, на сырой земле, коре деревьев, входит в состав лишайников.

Примером многоклеточных зеленых водорослей являются виды рода *улотрикс* и *спирогира*.

Нити улотрикса, состоящие из одного ряда цилиндрических клеток, быстро увеличиваются при делении клеток (кроме базальной). Бесполое размножение осуществляется распадением нити на короткие участки или образованием в клетках зооспор с четырьмя жгутиками, которые сбрасываются при выходе из клетки. Зооспоры прикрепляются к субстрату, покрываются тонкой целлюлозной оболочкой и прорастают в нить.

Половой процесс изогамный. Зигота теряет жгутики, оседает на дно, вырабатывает плотную оболочку и слизистую ножку, которой прикрепляется к субстрату. Это покоящийся спорофит. После периода покоя происходит редукционное деление ядра и зигота прорастает зооспорами.

Таким образом, в жизненном цикле улотрикса происходит чередование поколений, или смена половой и бесполой форм развития: нитчатый многоклеточный гамегофит (поколение, формирующее га-

меты), сменяется одноклеточным спорофитом – зигота на ножке, способная образовывать споры.

Спирогира распространена в стоячих и медленно текущих водах, где нередко образует большие массы "тины" ярко-зеленого цвета. Она представляет собой тонкую нить, состоящую из длинных цилиндрических, расположенных в один ряд клеток с хорошо заметной клеточной стенкой. Снаружи нити одеты слизистым чехлом.

В строении таллома и расположении органоидов клетки спирогиры имеются отличия от таковых у предыдущих представителей отдела зеленых водорослей.

Бесполое размножение спирогиры осуществляется путем разрыва нити на короткие участки. Спорообразование отсутствует. Половой процесс — конъюгация.

Отдел Красные водоросли (Rhodophyta) *Красные водоросли,* или *Багрянки* – морские обитатели, но встречаются они и в пресных водах. Один из таких видов (батрахоспермум) занесен в Красную книгу Республики Беларусь. Большинство багрянок – многоклеточные организмы, достигающие в длину несколько десятков сантиметров. Примитивные формы являются одноклеточными или колониальными. Среди них есть микроскопические формы. Разновидность окраски багрянок зависит от концентрации в хроматофорах хлорофилла, красного пигмента фикоэритрина и синего фикоцианина.

Размножаются багрянки бесполым (спорами) и половым путем.

Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta). Слоевище этих водорослей имеет желтовато-бурую окраску, из-за присутствия в их клетках каротинов и ксантофилов, форма напоминает кустики, ленты, пластинки, сложно расчлененные на стебле и листовидные органы. Длина таллома от нескольких сантиметров до 100 м . Среди бурых водорослей нет одноклеточных и колониальных форм.

Распространены во всех морях земного шара до глубин 40-100 м и более, образуя леса и луга.

В цикле развития большинства бурых водорослей происходит закономерное чередование поколений – гаметофита и спорофита.

Роль водорослей в биосфере и хозяйственной деятельности человека. В историческом и геологическом прошлом водоросли участ-

вовали в образовании горных и меловых пород, рифов, особых разновидностей угля, ряда горючих сланцев. Они же первопоселенцы суши и первые поставщики O_2 в атмосферу. явились родоначальниками растений, заселивших сушу.

Поглощая из воды углекислый газ, водоросли насыщают ее кислородом. Очень велика роль водорослей в биологическом круговороте веществ.

Массовое размножение водорослей может вызывать "цветение" воды, ухудшая ее питьевые качества и выделяя токсичные вещества, что может вызывать отравление у водных планктоноядных организмов и даже у человека.

Водоросли используются в народном хозяйстве: в пищевой, парфюмерной и фармацевтической промышленности. Морские водоросли содержат многие витамины, например, А, в, С и D, кроме того соединения - йода, брома.

Наибольшее признание получила морская капуста (ламинарии и порфиры), которая используется в пищу как лечебное и профилактическое средство при желудочно-кишечных расстройствах, склерозе, рахите и других заболеваниях.

В составе некоторых бурых водорослей содержится соединения из которых получают шестиатомный спирт моннит (HO CH_2 $(CHOH)_4$ CH_2 OH, используемый при производстве взрывчатых веществ.

Переработка красных водорослей дает агар-агар, служащий питательной средой для культивирования некоторых бактерий, водорослей и грибов.

Способность хлореллы ассимилировать от 10 до 18 % световой энергии (против 1—2 % у высших растений) позволяет использовать ее для регенерации воздуха в космических кораблях и подводных лодках.

Некоторые виды микроводорослей культивируются для очистки бытовых и сточных вод, *хлорелла и сцепедесмус* способны накапливать радионуклиды и также могут использоваться для очистки слабоактивных сточных вод АЭС.

В списке охраняемых водорослей Беларуси 8 видов, среди них *хара грубая, нителла грациозная,*

Лекция 11

Отдел Лишайники (Zichenes). *Лишайники* представляют собой своеобразную группу комплексных организмов, тело которых всегда состоит из 2 компонентов - гриба и водоросли. В основе биологии этих организмов лежит явление симбиоза - обоюдовыгодное сожительство гриба и водоросли. В 1867 г. Симон Швенденер открыл это явление, которое было загадкой для ученых того времени. Но как организм лишайники были известны еще со времен Теофраста (300 лет до н.э.) и некоторые из них использовались уже тогда для получения красителей.

В настоящее время известно около 20000 видов лишайников из которых около 480 обнаружены на территории Беларуси.

Основные отличительные признаки лишайников состоят в наличии *грибного компонента (микобионта) и водорослевого компонента (фитобионта).* Гифы микобионта окружают водоросль и могут даже проникать внутрь клетки.

Лишайники образуют особые морфологические типы (накипные, кустистые, корковые, листовые). Для организма лишайника в целом и для каждого из его компонентов в отдельности характерен особый тип метаболизма, а также особые филиологические процессы, которые по иному протекают в отдельности у представителей и грибов и водорослей. Лишайники хорошо функционируют при 25-30 ^{0}С (оптимум), при более высоких температурах обмен у них приостанавливается, но некоторые пустынные виды сохраняют высокую активность метаболизма при 60 ^{0}С. Потребление воды может превышать вес тела лишайников в несколько десятков раз. Они образуют побочные продукты обмена, не встречающиеся в других группах организмов.

От свободно живущих грибов и водорослей лишайники отличаются способом размножения, медленным ростом и экологическими условиями.

Строение грибного компонента. Слоевище (таллом) лишайников образовано гифами гриба, которые представляют собой тонкие (3-10 мкм) разветвленные нити, растущие вершиной. Под двухслойной оболочкой гиф находится протоплазма. Гифы тонкие обычно поделены перегородками (поперечными) на клетки. У большинства лишайников в центре перегородки имеются отверстия (перфорации), через них проходят тончайшие цитоплазмотические нити (плазмодесмы), соединяющие протопласты соседних клеток. Тонкий просвет внутри

гиф и их толстые стенки предохраняют их от повреждения и высыхания. У обычных грибов по иному.

Оболочка гиф многих лишайников способна разбухать и ослизняться за счет легко растворимых в воде углеводов (пектинов). Особенно сильно разбухают и ослизняются те лишайники, которые образованы с помощью сине-зеленых водорослей. У обычных грибов такое не наблюдается.

Жировые гифы содержат капли жира и расположены в нижней части слоевища лишайников. Роль их в жизни симбионтов не установлена.

Охватывающие гифы микобионта вступают в тесный контакт с поверхностью фикобионта, вероятно, для обмена необходимыми веществами.

Двигающие гифы переносят клетки водорослей к растущей верхушке гиф. Сама водоросль сжата гифами. В теле лишайника гриб ведет воздушный образ жизни, что вызывает сложности в строении таллома (слоевища).

Строение водорослевого компонента. В качестве симбиотических организмов (фитобионтов) в образовании союза могут участвовать водоросли, относящиеся к отделу сине-зеленых, зеленых, желтых и бурых водорослей. В составе лишайников обнаружено около 20 тыс. видов грибов и около 26 родов водорослей. Наиболее часто встречаются зеленые водоросли родов требуксия, трентенулия и цианобактерия носток, являющиеся автотрофными компонентами примерно у 90 % всех видов лишайников. Существует принадлежность определенных видов лишайников к географическим поясам (умеренным, субтропическим, тропическим и полярным).

Слоевища лишайников растут медленно, но фотосинтетическая активность их остается стабильной всю жизнь. Углеводы образованные водорослевой клеткой в значительном количестве отдаются грибу - это замедляет рост водоросли.

Взаимоотношения мико- и фитобионтов в талломе лишайников. Примерно 100 лет назад, в период открытия особенностей строения лишайников, ученые говорили о мутуалистическом симбиозе: - водоросль снабжает гриб кислородом и органическими веществами; гриб обеспечивает ее минеральными веществами, водой и защищает от перегрева. Однако, француз Борне уже тогда, в 1873 г., (вскоре по-

сле открытия Симона Швенденера) обнаружил внутри водорослевых клеток всасывающие отростки гриба. Это расшатывало мутуалистическую теорию, потому что гриб вес себя как паразит, используя содержимое клеток. Это же подтверждается и современными учеными. При всем этом гриб делает так, чтобы водорослевая клетка жила. Проникновение всасывающих органов внутрь водослевой клетки вызывало деление ее так, что дочерние клетки были свободны от всасывающих трубок. И только при определенном возрасте водорослевой клетки гриб убивает ее.

В начале 20-го века русским лихенологом Еленкиным, было установлено, что гриб может вести себя в теле лишайника, как сапрофит, используя отмершие клетки водоросли.

В 60-е гг. 20-го века советский лихенолог Окснер, пришел к выводу, что и водоросль в теле лишайника паразитирует на грибе, забирая все необходимые для своей жизни вещества кроме фотосинтезируемых, но паразитизм ее более умеренный.

Однако, веских доказательств каких-то единых взаимоотношений ученые пока, не имеют. Это связано с трудностями изучения их в экспериментальных условиях, т.к. лишайники растут чрезвычайно медленно (в лесах умеренного пояса - 20-50 лет, в тундре - 300 лет). Корковые лишайники дают годовой прирост 0,2-0,3 мм.

В морфологическом отношении лишайники (слоевище) разнообразны по форме, окраске, размерам и строению: белые, розовые, черные, желтые, коричневые, накипные, листовые...и др.

Накипные лишайники дифференцируются в зависимости от субстрата: эпилитные - на поверхности горных пород; эпифитные - на коре деревьев и кустарников; эпигейные - на почве; эпиксильные на гниющей древесине. Если лишайники проникают внутрь субстрата, то к их названию добавляют приставку *эндо*, например, эндоэпилитные, эндоэпифитные и т.п.

Листовые лишайники имеют вид пластинок. Рассеченные слоевища имеют более сложные листовые лишайники. Верхняя стороны слоевища может быть гладкой, волнистой, шероховатой, бугристой, глянцевой или матовой и др. К листовым лишайникам относятся широко распространенная в тенистых лесах *лобария*.

Кустистые лишайники имеют вид прямостоячего или поникающего кустика - *ягели, исландский мох*, *центрария*.

По анатомическому строению лишайники делятся на гомео- и гетеромерные. У *гомеомерных* лишайников слоевище образовано рыхлым сплетением гиф гриба.

Гетеромерное строение характеризуется наличием в слоевище дифференцированных слоев, каждый из которых выполняет определенную функцию. Например, верхняя и нижняя кора - защитную, фотосинтезирующий слой (сконцентрированы фитобионты) участвует в процессе фотосинтеза и накапливает продукты ассимиляции, а сердцевина участвует в прикреплении слоевища к субстрату и аэрации фитобионта. Это характерно для высокоорганизованных форм слоевища (листовых и кустистых) лишайников.

Размножение осуществляется преимущественно вегетативным путем - частями слоевища, а также специальными образованиями - *соредиями и изидиями* (рис. 50).

Соредии формируются на верхней клоре в слое фитобюионта. Разрастающаяся масса разрывает корковый слой таллома и соредии разносятся ветром.

Изидии - это мелкие палочковидные выросты талломы, покрытые снаружи корой. Состоят они из нескольких слоев фитобионта, оплетенных гифами. Изидии отламываются и формируют новое слоевище.

Роль лишайников в биосфере и народном хозяйстве. Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха, поэтому гибнут в зонах загрязнения (вблизи крупных городов, промышленных предприятий). В связи с этим они служат индикаторами состояния воздуха.

Являясь автогетеротрофными лишайники аккумулируют солнечную энергию и создают органические вещества в местах, недоступных другим организмам, а также разлагают органику, участвуя в общем круговороте веществ в биосфере. При участии в почвообразовательных процессах лишайники обеспечивают формирование гумуса.

Вместе с бактериями, грибами, водорослями и цианобактериями лишайники создают благоприятные условия для высших растений и животных.

Кормовые лишайники, такие как олений мох, или ягель, исландский мох и другие, охотно поедаются северными оленями, кабаргой, маралами, косуля и лосями. Некоторые виды лишайников (лишайниковая манна, гигрофора) используются в пищу человеком, а также они нашли применение в парфюмерной промышленности - для получения ароматических веществ, в фармацевтической - для изготовления пре-

паратов против алкоголизма, глазных заболеваний, туберкулеза, фурункулеза, кишечных заболеваний, эпилепсии и др. Из лишайников получают лишайниковые кислоты (около 250), обладающие антибиотическими свойствами.

В Красную книгу Беларуси включено 17 видов лишайников.

4.6. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ
(строение и размножение)

Общая характеристика высших растений. Высшие растения появились на суше примерно 430 млн. лет назад в виде небольших по размеру и примитивных по строению риниофитов, псилофитов.

Одним из важнейших событий раннего этапа выхода растений на сушу было появление спор с их способностью переносить засушливые условия и эффективнее распространяться.

Развитие эффективной проводящей системы тканей - механических тканей, покровных тканей, а в связи с последними - появление устьиц, как высокоспециализированных образований, все это обеспечило быстрое и успешное эволюционное шествие растений от ринифитов и псилофитов к голосеменным и покрытосеменным растениям.

Эволюционировали и органы размножения (полового - антеридии и архегонии и бесполого - спорангии). В жизненном цикле высших наземных растений наблюдается закономерное чередование полового и бесполого поколений (рис.51). Одно из этих 2 поколений всегда преобладает над другим и на его долю приходиться большая часть жизненного цикла высших растений. В отличие от других высших растений в жизненном цикле моховидных преобладает гаметофит (табл. 14).

Развитие жизненного цикла моховидных по пути возрастания самостоятельности гаметофита и морфологического упрощения (с потерей самостоятельности) спорофита привело к эволюционному тупику.

В эволюции высших сосудистых растений происходит постепенная редукция (уменьшение и упрощение гаметофита) и преобладание в жизненном цикле спорофита (табл.14).

У голо- и покрытосеменных растений гаметофит полностью утратил способность к самостоятельному образу жизни, и все его развитие протекает на спороифите внутри макроспорангия (семязачатка).

У голосеменных *женский гаметофит* - многоклеточный гаплоидный эндосперм с 2 (у сосны) или несколькими (у других голосеменных) архегониями; у покрытосеменных он редуцирован обычно до 7 клеток, архегониев не имеет и называется зародышевым мешком. В последнем образуется яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и 2 клеток - синергид, вторичного диплоидного ядра и клеток - антипод.

Мужской гаметофит - пыльцевое зеро (пыльца), которое развивается у семенных растений из микроспоры. Пыльца прорастает в пыльцевую трубку с образованием 2 спермиев. При этом впервые в эволюции растений независимым от наличия капельно-жидкой среды: спермии доставляются к яйцеклеткам пыльцевой трубкой, что является важнейшим приспособлением к наземному образу жизни.

4.6.1. Формы структурной организации и ткани растений

Формы структурной организации: одноклеточные организмы (бактерии и др.); неклеточные организмы, имеющие многоядерную структуру, но не разделенные на отдельные клетки (некоторые водоросли) - они представляют собой гигантскую многоядерную клетку;

колониальные организмы - объединение клеток, возникших путем деления и представляющих морфологическое и функциональное единство; высокоорганизованные колонии (вольвокс) состоят из клеток с дифференцированными функциями, т.е. есть клетки, служащие для размножения, для питания, движения и др. Их относят к простейшим формам *многоклеточных организмов*;

многоклеточные организмы делятся на не имеющих и имеющих истинные ткани. Первые недифференцированы на органы, поэтому не содержат тканей, тело их называется *талломом*. Такую структурную организацию имеют водоросли, грибы и некоторые моховидные. У шляпочных грибов плодовое тело образовано ложной тканью (псевдопаренхимой). Ложная ткань - это переплетение талломных нитей.

У высших растений и животных, имеющих истинные ткани, тело дифференцировано на органы, ткани которых выполняют различные функции.

Тело высших растений (за исключением моховидных) делится на корень и побег (стебель с листьями и почками). У мхов функцию корня выполняют ризоиды - нитевидные клетки нижней части стебля. Питательные вещества, растворенные в воде, растения получают из поч-

вы. Для эффективного всасывания влаги, корневая система сильно ветвится. В связи с прикрепленным образом жизни высшие растения имеют радиальную симметрию.

Ткань - это группа клеток, имеющих одинаковое происхождение, строение и выполняющих определенные функции.

Важнейшими тканями высших растений являются *образовательные, покровные, проводящие, механические и основные*. Одним типом клеток образованы простые ткани (колленхима), разными клетками - сложные ткани (ксилема, флоэма, эпидерма и др.).

Образовательные ткани (меристемы) - это однородные живые тонкостенные клетки, заполненные густой цитоплазмой с мелкими вакуолями и крупным ядром.

Меристемы бывают *первичные* - зародыш семени, кончик корня и верхушка побега, которые обеспечивают нарастание в длину. Разрастание растений по диаметру (вторичный рост) обеспечивают *вторичные меристемы* - камбий и феллоген.

В теле растений имеются (по месту расположения) *верхушечные* (апикальные), *боковые* (латеральные), *вставочные* (интеркалярные) и *раневые* (травматические) меристемы.

Покровные ткани растений выполняют защитные функции. По происхождению они делятся на эпидермис, перидерму и корку.

Эпидермис (эпидерма, кожица) - это плотно сомкнутые живые клетки, образующие один поверхностный слой (первичная покровная ткань) листьев и молодых побегов. Клетки эпидермиса не содержат хлоропластов, снаружи покрыты восковым налетом, защищающим их от перегрева, повреждений и т.п. (рис. 52). В них находятся устьица, регулирующие транспирацию и газообмен растений.

Перидерма, или *пробка* - вторичная покровная ткань многоклеточных растений, образованная пробковым камбием (феллогеном). При делении клетки феллогена (вторичной меристемы) к наружной стороне стебля дифференцируются в феллему (пробку), а к внутренней - в феллодерму (живые паренхимане клетки).

Пробки образуются при отмирании содержимого ее клеток из-за пропитки жироподобным веществом (суберином), который задерживает воду и воздух. Отмершие клетки заполняются воздухом. Для газообмена и транспирации живых тканей растений в плотном пробковом слое образуются разрывы (чечевички), заполненные слоем клеток.

Корка - это древесно-кустарниковая структура, образованная феллогеном глубоких участков коры. Вследствии образования нового слоя пробки, наружные ее ткани изолируются от центральной части стебля и отмирают.

Образованная комплексом мертвых тканей, состоящим из нескольких слоев пробки и отмерших участков коры, толстая корка надежно защищает растение от механических и других воздействий.

Проводящие ткани - это ксилема (древесина) и флоэма (луб), они обеспечивают ток питательных веществ в растении.

Ксилема является основной водопроводящей тканью высших сосудистых растений, по которой осуществляется восходящий ток растворенных минеральных веществ. В ксилеме запасаются питательные вещества, а также она выполняет опорную функцию. В составе этой ткани имеются сильно вытянутые в длину мертвые клетки (трахеиды), в одревесневших оболочках которой есть поры, затянутые поровой мембраной, которая замедляет транспоры жидкости. Трахеиды - единственный проводящий элемент ксилемы.

Кроме трахеид в составе ксилемы обнаружены сосуды (трахеи) - пропитанные лигнином полые трубки из отдельных члеников, содержащие на поперечных стенках сквозные отверстия, способствующие повышению скорости транспорта раствора по сосудам. Сосуды также сильно упрочняют стебель.

Флоэма транспортирует органические вещества, синтезированные в листьях, ко всем органам растений (нисходящий ток). Она представляет собой сложную ткань, состоящую из ситовидных трубок с клетками спутницами, лубяной паренхимы и лубяных волокон. Ситовидные трубки образованы живыми клетками с отверстиями в поперечных стенках, напоминающих сито. Ситовидные трубки протянуты по всей длине тела растений, их клетки не имеют ядер и соединены с соседними клетками многочисленными плазмодесмами, выполняющими, вероятно, частично утраченные функции ситовидных трубок (рис. 53).

Ксилема и флоэма образуют в органах растений комплексные группы - проводящие пучки.

Механические ткани укрепляют органы растений. Характерные особенности механических тканей - сильное утолщение и одревеснение их клеточных оболочек, отсутствие перфораций и плотное смыкание их клеточных стенок (рис. 54).

В стебле механические ткани представлены лубяными и древесными волокнами, в корнях они сосредоточены в центре органа.

В зависимости от формы клеток, их строения, способа утолщения клеточных оболочек выделяют три вида механических тканей: колленхиму, склеренхиму и склереиды.

Колленхима - живые паренхимные клетки с разной толщиной клеточной стенки. Характерна для молодых, растущих частей растений.

Склеренхима состоит из вытянутых, с равномерно утолщенными, часто одревесневшими стенками клеток. По прочности оболочка склеренхимы близка к прочности стали. Эта ткань составляет осевую опору наземных растений и их органов.

Склереида - это округлые мертвые клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками (скорлупа орехов, косточки вишен, слив, абрикосов, семенная кожура; содержится в мякоти груши).

Основная ткань, или паренхима - это живые тонкостенные клетки, которые составляют основу органов. В ней размещены все другие постоянные ткани.

Основная ткань выполняет ряд важных функций, на основании которых выделяют ассимиляционную (хлоренхиму), запасающую, воздухоносную (аэренхиму) и водоносную паренхиму.

Ассимиляционная паренхима содержит хлоропласты и выполняет функции фотосинтеза (преобладает в листьях).

В запасающей паренхиме содержатся питательные вещества. Она хорошо развита в корнеплодах, клубнях, луковицах, плодах, семенах и стеблях древесных растений.

Водоносная паренхима характерна для растений пустынь и солончаков (алоэ, агавы, кактусы) и служат местом хранения воды. Например, у крупных кактусов рода *карнегия* в тканях запасается до 2-3 тонн воды.

Аэренхима развивается у водно-болотных растений. Ее клетки образуют крупные воздухоносные межклетники, по которым воздух доставляется к тем частям растения, связь которых с атмосферой затруднена. Примером носителей аэренхимы являются представители родов камыш (Scirpus), кувшинка (Nympha) и кубышка (Nuphar), часто образующие сплошные заросли по берегам озер и водохранилищ.

Лекция 12
4.6.2. Органы растений. Вегетативные органы

Понятие об органах растений. *Органом называют часть тела организма, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции.*

Тело высших растений дифференцировано на вегетативные и генеративные органы (репродуктивные). Первые образуют тело и длительное время поддерживают жизнь растений за счет структурного и функционального взаимодействия корня, стебля и листа.

Функции корня, виды корней и типы корневых систем. *Корень* - это осевой орган растений, служащий для укрепления растения в субстрате и поглощения из него воды и растворенных минеральных веществ, для вегетативного размножения (вишня, осина, ива, малина, осот полевой и др.). В корне синтезируются многие органические вещества (гармоны роста, алкалоиды и др.) Часто в нем хранятся запасные питательные вещества. Корни могут вступать в мутуалистические отношения с некоторыми бактериями (бобовые), с грибами (многие древесно-кустарниковые).

Главный корень развивается из зародышевого корешка семени. От него отходят боковые корни. Формирующиеся на надземных побегах корни называются *придаточными*.

По совокупности и выраженности корней растений различают два типа корневых систем: *стержневую* с хорошо развитым и более длинным, чем другие, главным корнем и *мочковатую*, в которой отсутствует главный корень. Первая корневая система характерна в основном для двудольных растений, а вторая - для большинства однодольных.

Кончик корня защищается корневым чехликом. Под корневым чехликом находится верхушечная (апикальная) меристема - быстро делящиеся клетки, которые обеспечивают рост корня в длину. Продолжительность жизни корневого чехлика 4-9 дней в зависимости от длины чехлика и вида растения.

Строение корня. Кончик корня имеет зону *деления, роста, растяжения, всасывания и проведения* (рис. 55), которые расположены от корневого чехлика в соответствующей последовательности. Длина зоны деления около 1мм, другие достигают нескольких мм. Переход от одной зоны к другой осуществляется постепенно, без резких границ.

Название каждой из зон корня вытекает из выполняемых ими функций.

Почвенный раствор поступает в корень преимущественно через *корневые волоски* (зону всасывания), которые в связи с этим имеют в составе клеток крупные вакуоли, занимающие почти весь ее объем. Поглощению раствора способствует также выделение корневыми волосками различных кислот (угольной, яблочной, лимонной, щавелевой), которые растворяют частички почвы.

Быстро и в колосальных масштабах происходит рост корневых волосков. Например, у молодых сеянцев яблони они формируются за 30-40 часов (длина от 0,1 до 8 мм). Одна особь молодой (4 месяца) ржи имеет 14 млрд. корневых волосков с площадью поглощения 400 $м^2$ и суммарной длиной около 10 тыс. м. Поверхность всей корневой системы составляет примерно 640 $м^2$, т.е. в 130 раз больше, чем у побега. Функционируют корневые волоски недолго - обычно 10-20 дней, затем появляются новые.

Выше зоны всасывания находится, лишенная корневых волосков, *зона проведения* воды и минеральных веществ, в которой образуются боковые корни.

Поперечный разрез корня показывает наличие коры и центрального цилиндра.

Первичная кора покрыта своеобразным эпидермисом, клетки которого участвуют в образовании корневых волосков, по этой причине эпидермис корня называют *ризодермой* или *эпиблемой*.

В составе первичной коры различают экзодерму, паренхиму и эндодерму. *Экзодерма* состоит из одного или нескольких слоев клеток, стенки которых способны утолщаться, а после отмирания эпидермы они выполняют функции покровной ткани.

Эндодерма - внутренний слой коры, который также способен утолщаться.

*Центральный цилиндр (осевой)*состоит из проводящей системы (ксилемы и флоэмы), окруженной кольцом живых клеток - перецикла, способного к меристематическому делению, образующего таким образом боковые корни.

В центральном цилиндре многих корней расположен сложный проводящий пучок радиального строения (участки первичной ксилемы чередуются с участками первичной флоэмы). Первичная структура корня всю жизнь сохраняется у папоротников и однодольных. Дея-

тельность камбия, имеющегося у двудольных и голосеменных, вызывает образования вторичной структуры корня (камбий образует вторичные проводящие ткани), что обусловливает рост корня в толщину.

Видоизменение корней, происходящие в филогенезе многих растений, проявляются в утолщении главного корня за счет откладывания (запасения) питательных веществ. Такие растения называются *корнеплодами* (репа, морковь, свекла и др.). В этом *запасающая* функция корней многих двулетних растений. Утолщения боковых или придаточных корней (чистяк, калган, любка и др.) называются *корневыми шишками*.

Сократительные, или *втягивающие* корни способны сокращаться в продольном направлении (луковичные), обеспечивая погружение стеблей в почву при наступлении похолодания.

Воздушные корни способны улавливать атмосферную влагу.

Ходульные корни обеспечивают устойчивость деревьев прибойным волнам (мангровые сообщества).

Дыхательные корни представляют собой отростки боковых корней, выступающие над водой или влажной почвой вертикально. Они богаты аэренхимой, обеспечивающей поступление воздуха в подземные части корней.

Корни-присоски развиваются у растений паразитов (омела белая, повилика). Они внедряются в ткани растений хозяев, после чего проводящие системы обоих растений соединяются.

Побег. Стебель (ось), листья и почки образуют *побег* - надземную часть растений, которая развивается из почки.

Почка - зарождающийся побег с укороченными междоузлиями. В центре почки находится зачаточный стебель с образовательной тканью на верхушке. Стебель имеет зачаточные листья. Почка покрыта чешуями, предохраняющими все находящиеся под ней от неблагоприятных воздействий среды обитания. Для успешной защиты почечные чешуи образуют густые опушения и выделяют смолистые вещества. Если побег развивается из почки в течение одного вегетативного периода, то его называют *годичным побегом*.

По внутреннему строению различают *вегетативные* и *генеративные*, или *цветочные почки* (рис. 56).

В отличие от вегетативной почки в цветочной содержатся еще и зачатки цветков (соцветий) или одного цветка (бутон). Внешне генера-

тивные почки более крупные и более округлые на верхушке чем вегетативные.

По расположению на стебле различают *верхушечные* почки и *боковые* почки, находящиеся в соответствующих местах на побеге. Боковые почки закладываются в пазухах листьев (наружные) или на междоузлиях, корнях и листьях (придаточные) и развиваются в боковые побеги. Верхушечная почка удлиняет побег, а наружная и придаточная обеспечивают ветвление.

Различают следующие способы ветвления: *дихотомическое* (вальчатое), *моноподиальное (у сосны)* и *симподиальное (у черемухи*. Особой формой ветвления является *кущение*. Обычно оно начинается у основания побега из почек, сидящих на тесно сближенных узлах и дающих боковые и подземные побеги. По *характеру роста и расположению в пространстве побеги* бывают прямостоячие (деревья и др.), вьющиеся (вьюнок, хмель, плющ), ползучие (земляника и др.), стелющиеся (клюква и др.) и др.

Стебель - ось побега

Стебель - это осевая часть растения, состоящая из узлов и междоузлий. Стебель служит опорой, местом расположения проводящей системы (ксилемы и флоэмы), листьев с обеспечением удобств для фотосинтезирующих поверхностей, местом концентрации запасных питательных веществ, воды (кактусы) и генеративных органов (цветков). Защитная функция стебля - это образование на них колючек (боярышник, дикая груша). Стебель, как и корень растет в высоту (длину) за счет деления верхушечной меристемы. Стебли, по степени одревеснения, бывают деревянистые (как правило многолетние) и травянистые (реже двулетние, чем однолетние).

Анатомическое строение стебля соответствует его главным функциям. Система проводящих тканей связывает все органы растения воедино, механическая ткань поддерживает все надземные органы, меристема обеспечивает рост растений в длину и толщину. В толщину нарастание осуществляется деятельностью вторичной образовательной ткани (камбием), расположенным на границе коры и древесины. Гигантская секвоя образует слой древесины толщиной 10 м.

Стебель имеет типичное для древесных растений строение (рис. 57). В центре находятся живые тонкостенные клетки *сердцевины*, которые запасают питательные вещества, вокруг нее толстый слой *дре-*

весины (вторичной ксилемы), составляющей около 90% объема стебля и обеспечивающей быстрый подъем воды с растворенными в ней минеральными веществами от корней к листьям (восходящий ток). Скорость движения воды по ксилеме достигает иногда более нескольких десятков метров в час. На создание 1 г сухого вещества растения тратят от 200 до 1 г воды. В общем древесина - главным образом мертвые водопроводящие клетки, живые клетки составляют 20% от всего объема.

Живые элементы древесины - лучевая и вертикальная паренхима - образуют систему, по которой передвигаются пластические вещества, синтезированные в листьях. Эти вещества по лубо-древесинным (сердцевинным) лучам попадают в живые клетки древесины, где они запасаются в виде крахмала, а весной в виде растворимых сахаров поступают (поднимаются) к молодым, интенсивно растущим побегам.

Годичные кольца, или *зоны прироста* образованы камбием с его сезонной периодической активностью. Наличие различных клеток в раннем (весеннем) и более позднем (осеннем) приростах позволяет обнаружить границу между годичными кольцами. По их ширине можно судить о погодных условиях в разные годы. У тропических растений, растущих в течение всего года, годичные кольца не выражены.

На внешней стороне камбия находится *вторичная кора,* в ее составе вторичная флоэма (луб), часть первичной коры, вторичная покровная ткань - перидерма, сменившая на поверхности ствола эпидерму.

Внутренняя часть коры - луб - образуется камбием. В составе луба имеются ситовидные трубки с клетками спутницами, лубяная паренхима и лубяные волокна. По ситовидным трубкам со скоростью 1 м/ч происходит передвижение органических веществ от листьев к другим органам растения. Элементы *твердого луба* выполняют механические функции, а *мягкого луба* (живые), выполняют запасающую функцию.

Лист - боковой орган побега

Морфология листа, как и внутреннее строение, весьма разнообразна, но у всех у них можно различить листовую пластинку, черешок и основание, которым лист прикрепляется к стеблю.

Листовая пластинка - самая важная часть типичного листа, обеспечивающая своей формой наибольшую поверхность на единицу

объема тканей, что наилучшим образом обеспечивает выполнение функций зеленого листа: *фотосинтеза, транспирации (испарение воды растением) и газообмен с окружающей средой.*

Лист имеет суженную часть - *черешок,* расположенный между листовой пластинкой и основанием. По присутствию или отсутствию черешка листья делятся на черешковые и сидячие. У основания некоторых листьев (у ряда видов растений), имеются прилистники, которые у некоторых видов разрастаются и выполняют функции листа (горох, роза). Для некоторых однодольных растений (злаки, осоки и др.) характерны сидячие листья с расширенным основанием, охватывающим стебель (влагалище), которое надежно защищает наружные почки.

Листья разных растений очень различаются по форме, размерам, характеру жилкования и сложности листовой пластинки (рис. 58). Например, *округлая* форма листа у осины и груши; *элипсоидная* - крушины, черемухи и др; *игольчатая* - у ели, сосны и др. и т.п.

В зависимости от характера размещения боковых жилок и способов их ветвления отличают четыре основных типа жилкования; *перистое* - береза, ива, яблоня; *пальчатое* - клен; *параллельное* - злаки; *дуговидное* - ландыш, подорожник.

Простые и сложные листья различаются по количеству листовых пластинок на черешке. *Простые* имеют одну листовую пластину (осина, вишня, клен). *Сложный* лист может иметь много листовых пластинок (каштан, клевер), благодаря этому осенью сложные листья осыпаются по частям - вначале поодиночке листочки, потом черешок.

В зависимости от расположения листочков различают *перистосложные* листья (горох, желтая акация), *пальчатосложные* (каштан, люпин), *тройчатосложные* (клевер). Перистосложные листья бывают двух типов: парноперистосложные (лист заканчивается парой листочков) и непарноперистосложные (лист заканчивается одним листочком).

В размещении листьев на стебле наблюдается определенная закономерность, связанная с рациональным использованием солнечных лучей.

Различают очередное, или *спиральное* расположение (тополь, черемуха), когда узел несет один лист; супротивное - от узла отходят два листа, расположенные друг напротив друга(сирень, клен, бузина) и

мутовчатое - от узла отходит не менее трех листьев (вороний глаз, вербейник обыкновенный).

Анатомия листа. С двух сторон лист покрыт *эпидермисом*, регулирующим транспирацию и газообмен. Вся листовая пластинка покрыта восковым налетом - *кутином*, который более плотно покрывает верхнюю сторону. Кутин предохраняет от перегрева и излишнего испарения воды, чему способствует и погружение устьиц вглубь листовой пластинки, формирование волосяного покрова с разновидными опушениями.

Важнейшей тканью листа является *хлорофилоносная паренхима (хлоренхима)* (рис. 59) - это мякоть листа, или *мезофил*, в клетках которого сконцентрированы хлоропласты и происходит фотосинтез. Листовая пластинка пронизана системой разветвленных каналов (проводящих пучков). Склеренхима и колленхима совместно с другими тканями обеспечивают прочность листовой пластинки. Мезофил чаще всего делится на *полисадную (столбитую) и губчатую* паренхиму, которые располагаются соответственно под верхним эпидермисом и прилегают к нему.

В клетках полисадной паренхимы содержится около 80% всех хлоропластов листа и в них осуществляется основная работа по ассимиляции CO_2. Хлоропласты меняют свое положение в клетках полисадной ткани в зависимости от интенсивности света. На сильном цвету они занимают пристенное положение и становятся ребром к направлению лучей, обеспечивая умеренный прием светового потока. При слабом освещении, наоборот, хлоропласты распределяются в клетке диффузно или скапливаются в нижней ее части, что способствует лучшему освещению каждого из них. В слое губчатой ткани такое регулирование расположения хлоропластов при разной освещенности (особенно на сильном свету) практически невозможно; интенсивность фотосинтеза в губчатой ткани ниже, чем в полисадной, но здесь активнее идут процессы транспирации и газообмена.

Расположение устьиц преимущественно на нижней стороне листа имеет важное экологическое значение.

Во-первых, нижняя сторона листа меньше нагревается на свету, чем верхняя, поэтому потеря воды листом в процессе транспирации происходит медленнее через устьица, расположенные в нижнем эпидермисе. Во-вторых, главным источником углекислого газа в атмосфере является “почвенное дыхание”, т.е. выделение его в результате

жизнедеятельности почвенных микроорганизмов (бактерий, грибов и др.) и дыхания корней высших растений.

В центре листа находится крупный проводящий пучок, а сбоку более мелкие пучки. В составе пучка ксилема повернута к верхней, а флоэма - к нижней стороне листа. Проводящие пучки с окружающими их тканями называются жилками. Они образуют в листе непрерывную систему, связанную с проводящей системой стебля.

Листопад - эволюционное приобретенное приспособление растений к действию сезонных факторов, которое способствует сохранению кроны, плодов и других вегетативных частей растений от негативного воздействия.

Механизм листопада связан с образованием у основания листа отдельного слоя, состоящего из легкорасслаивающейся паренхимы.

Видоизменение побегов, стеблей и листьев. Видоизмененные органы бывают как *подземные*, так и *надземные* (рис.60).

Корневище - подземный побег, в отличие от обыкновенного корня, горизонтально расположенный в почве. Из почек корневища развиваются надземные побеги, которые осенью отмирают (ландыш, пырей ползучий и др.). Корневище может служить для вегетативного размножения и местом накопления большого количества запасных питательных веществ (аир, ландыш, купена и др.).

Клубень - видоизмененный побег с сильно измененным стеблем в подземной части (безлистый) - сталон (картофель, топинамбур). Кроме запасающей функции клубни выполняют функцию вегетативного размножения.

Луковица - подземный укороченный побег с сочными листьями. *Клубнелуковица* отличается от нее сильно разросшимся донцем (гладиолус, шафран).

Видоизмененные надземные побеги характерны для многих растений, особенно растений, обитающих в засушливых условиях. Изменения претерпевают как отдельные (стебель, лист) части так и побег в целом (качан капусты). Качан - короткий стебель с многочисленными листьями. Качан по существу представляет собой метаморфизированную гигантскую почку, т.е. зачаточный побег.

В засушливых районах такие растения запасают в видоизмененных побегах влагу и называются *суккулентами*.

Видоизмененными частями побега - листьями, являются колючки (у кактусов и др.), прилистники (у белой акации), черешка (у астрагалов), верхней части сложного листа (усики у гороха). Видоизмененные листья у “хищных” растений - ловчие аппараты, например венерина мухоловка (рис.61).

4.6.3. Репродуктивные органы

Репродуктивные или воспроизводящие органы - наиболее специализированные образования для бесполого (спорангии) и полового (антеридии, архегонии, а у покрытосеменных - цветки) размножения.

Спорангии - одноклеточные (у водорослей) или многоклеточные (у высших растений) органы, в которых образуются споры. У моховидных - это коробочка спорогона. Спорангии плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных развиваются на спорофиллах или в их пазухах и могут быть одиночными или собранными в группы (сорусы).

Микро- и мегоспорангии разноспоровых папоротниковидных, продуцируют микро- и мегоспоры, из которых развиваются соответственно мужские и женские заростки.

У покрытосеменных микроспорангии - это пыльцевые камеры (гнезда) пыльника, а видоизмененный мегаспорангий (нуцеллус) представлен семязачатком. Образующиеся в них микро- и мегаспоры участвуют в формировании мужского (пыльцевое зерно) и женского (зародышевый мешок) гаметофитов.

Антеридии- небольшие овальные тельца, в которых формируются сперматозоиды, способные передвигаться только в воде.

Архегонии - небольшие колбообразные тельца, имеющие брюшко (в нижней части) и шейку (в верхней части). В брюшке находится неподвижная яйцеклетка.

Цветок. Функции и строение цветка. *Цветок* - видоизмененный укороченный побег, приспособленный для размножения покрытосеменных растений. В нем совмещены все процессы бесполого и полового размножения.

В обоеполом цветке осуществляется микро- и мегаспорагенез, опыление, оплодотворение, образование семян и плодов.

Самые крошечные цветки у ряски (диаметр около 1 мм), а самые крупные (диаметром около 1 м и весом около 60 кг) - у тропического растения-паразита рафлезии Арнольди.

Центральной частью цветка является *цветоложе,* к которому крепятся все другие элементы (рис. 62). К стеблю цветка прикрепляются цветоножкой. Цветки без цветоножки называются *сидячими* (кофейное дерево, волчье лыко и многие другие). Маленькие листочки (один или два), имеющиеся на цветоножке у некоторых цветков, называются *прицветничками.*

Наружные, земные элементы цветка называются *чашелистиками,* образующими *чашечку*. За чашечкой располагаются *лепестки*, в совокупности составляющие *венчик*.

Чашечка и венчик вместе образуют двойной *околоцветник* (рис. 62).

Внутри околоцветника располагаются *тычинки* (от двух до цескольких десятков). Тычинки состоят из *тычиночной нити* и *пыльника,* в котором образуются пыльцевые зерна (пыльца). В самом центре цветка находится один или несколько пестиков. *Пестик* состоит из *завязи*, *столбика и рыльца* (на верхушке столбика). Цветки, имеющие пестики и тычинки называются *обоеполыми* (яблоня, груша, тюльпан, картофель).

Растения с раздельнополыми цветками могут быть однодомными и двудомными. *У однодомных растений* мужские и женские цветки размещаются на одном растении (огурцы, тыква, кукуруза), у *двудомных* - на разных особях (тополь, конопля, облепиха и др.).

Соцветия. *Соцветие* - это побег или система видоизмененных побегов, несущих цветки. Количество цветков в соцветиях колеблется от 1-3 (у гороха) до нескольких десятков тысяч (у некоторых пальм). Размеры соцветий также различны от 2-3 мм до 5 м в диаметре и до 14 м в длину.

Соцветия бывают простые и сложные (рис. 63). *Простые* соцветия имеют одну ось, на которой на цветоножках или без них располагаются цветки. *Сложные* соцветия состоят из простых, расположенных на главной оси.

Возникновение соцветий имеет огромное биологическое значение прежде всего потому, что в них повышается гарантия опыления.

Лекция 13
4.6.4. Размножение растений

Бесполое размножение. У высших растений различают два способа размножения: бесполое и половое.

В бесполом размножении участвует только одна особь, способная к образованию спор или отделению жизнеспособных участков вегетативного тела, из которых в благоприятных условиях формируются полноценные дочернии особи (*вегетативное размножение*).

Вегетативное размножение у малины, осины, ивы и др. преобладает над половым (семенным). Примером растения, размножающегося только вегетативно, является двудомная элодея канадская, попавшая в Европу в форме женских особей, неспособных формировать семена в отсутствии мужских растений.

И в естественных условиях и в культуре многие растения размножаются *клебнелуковицами* или *луковицами* (лук, чеснок, тюльпан и др.), клубнями (картофель и др.), *усами* (земляника, живучка ползучая и др.), корневищем (хвощ, пырей, иван-чайи др.).

В садоводстве особенно широко распространены формы вегетативного размножения с помощью черенков, делением кустов, отводками и прививки.

Черенок- это искусственно отделенный участок вегетативного органа, используемый с целью его укоренения. Черенки бывают стеблевые, или побеговые (виноград, смородина и др.), листовые (бегония, лилия и др.), корневые (хрен, розы, слива и др.)

Делением кустов (искусственно) размножаются лианы, первоцвет и др.,а *отводками* - крыжовник, виноград и др.

В садоводстве с древних времен используются прививки. *Прививкой* называют сращивание части (черенки, почки) одного растения с побегами другого (рис.64).

Размножение *спорами* присуще большинству водорослей и высшим споровым растениям (мхам, хвощам, плаунам и папоротникам). При этом споры служат не только для размножения, но и для расселения названных растений.

Половое размножение. Отличительной особенностью полового размножения является наличие полового процесса.

У высших растений (семенных) отмечен только один тип полового процесса - оогамия. Кроме того уних в результате сочетания поло-

вого размножения с бесполым образуются особые зачатки - семена, при помощи которых происходит расселение растений.

У покрытосеменных органом размножения является цветок. Для выяснения его функционирования необходимо проследить, какие процессы происходят в тычинках и пестиках.

Каждый пыльник образован двумя половинками (пыльцевые гнезда - микроспорангии), там имеются диплоидные клетки - *микроспорациты*, или материнские клетки микроспор, которые образуют четыре *микроспоры* спрочной целлюлозной оболочкой с порами, через которые прорастает пыльцевая трубка. В результате этих процессов микроспоры превращаются в пыльцевое зерно- *мужской гаметофит* цветковых растений (рис. 65).

У однодольных растений в пыльцевом зерне, находящемся в пыльнике, генеративное ядро делится митотически с последующим образованием двух неподвижных мужских гамет-спермиев. У двудольных это происходит при попадании пыльцы на рыльце пестика. Таким образом, зрелое пыльцевое зерно состоит из двух (вегетативной и генеративной) или из трех (вегетативной и двух спермиев) клеток.

Образование *женского гаметофита* происходит в семязачатке (семяпочке), внутри завязи пестика (рис. 66).

Семязачаток - это видоизмененный мегаспорангий (нуцеллус), защищенный покровами, образующими на верхушке пестики пыльцевход - узкий канал. В нуцеллусе, вблизи пыльцевхода, начинает развиваться диплоидная клетка - мегаспороцит (макроспороцит). Он делится мейотически, давая четыре гаплоидные макро- или мегаспоры, одна из которых развивается в *зародышевой мешок*. Последний растет, его ядро трижды делится митотически и образуется восемь дочерних ядер, которые по четыре располагаются вблизи пыльцевхода на противоположном полюсе. Затем от них к центру зародышевого мешка отходит по одному *полярному ядру*. В будущем они могут сливаться и образовывать одно центральное или вторичное диплоидное ядро. Оставшиеся на полюсах по три ядра разделяются тонкими перегородками, а у пыльцевхода образуется яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух клеток - синергид. На противоположном полюсе возникают клетки антиподы, которые какое-то время поставляют к клеткам зародышевого мешка питательные вещества, а затем исчезают. Восмиядерная семиклеточная структура - зародышевый мешок - является

зрелым женским гаметофитом, готовым к оплодотворению. Процессу оплодотворения у цветковых растений предшествует опыление.

Опыление- это перенос пыльцы от пыльников тычинок на рыльце пестика. Различают два типа опыления: *самоопыление* - перенос пыльцы на рыльце того же цветка (ячмень, горох, тюльпан) и *перекрестное опыление* - перенос пыльцы с помощью насекомых или ветра (реже), а у водных растений - водой, от одного растения на рыльце пестика другого.

Оплодотворение. Попав на рыльце пестика пыльцевое зерно начинает прорастать (рис. 67). Вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, которая дорастает до семязачатка, а генеративная - два спермия, которые спускаются в пыльцевую трубку. Рост трубки стимулируют ауксины, вырабатываемые пестиком, а к завязи ее движет хемотропизм.

После вхождения выльцевой трубки в зародышевый мешок клетки синергиды и антиподы отмирают, а один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку и образуется зигота. Второй спермий сливается с двумя полярными ядрами (или центральным диплоидным ядром), образуя триплоидную клетку, из которой возникает в последствии питательная ткань - *эндосперм*. Слияние одного спермия с яйцеклеткой и другого с полярными ядрами представляет собой уникальную особенность покрытосеменных - *двойное оплодотворение*, которое было открыто в 1898 г. русским цитологом и эмбриологом С.Г. Новашиным.

После оплодотворения семязачаток развивается в семя, а завязь пестика формирует плод. У многих растений в образовании плода участвуют и другие части цветка: разросшееся цветоложе, основания чашелистиков, лепестков, тычинок (например, у яблони, груши).

4.6.5. ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ

Корни растения поглощают воду и минеральные вещества, но, находясь под землей, т.е. в темноте, они не могут полностью обеспечить себя всем необходимым. Корни снабжают растения водой и минеральными веществами, а листья в свою очередь, обеспечивают корни продуктами фотосинтеза. Такое “разделение труда” возможно благодаря наличию у растений проводящей ткани - транспортной системы, соединяющей различные части растения и обеспечивающей перенос различных веществ от одних его частей к другим.

Проводящие ткани растения - ксилема и флоэма - расположены обычно, очень близко друг к другу. Так древесина дерева представляет собой ксилему, а флоэма расположена непосредственно под корой; если снять с дерева кору, то примыкающая к ней флоэма (луб) также отделяется от древесины.

В 1679 г. итальянский ученый Марчелло Мальпичи путем удаления коры и луба (кольцевание) доказал функции ксилемы и флоэмы. Над оголенными кольцами наблюдалось разрастание коры, из которого выделялась сладкая жидкость (сахар). В течении значительного времени листья не увядали, но постоянно они начинали отмирать, а вскоре погибло и все дерево.

Из этих наблюдений Мальничи сделал вывод, что по флоэме к корням транспортируются питательные вещества такие, как сахар. Сейчас уже известно, что флоэма транспортирует питательные вещества из листьев и запасающих тканей к растущим листьям, стеблям, цветкам, плодам и верхушкам растений. Отрезанные же от источника питательных веществ корни используют собственные, затем гибнут. Гибнут и листья, отделенные от растения, если их не помещать в воду.

По ксилеме транспортируется вода с растворенными в ней минеральными веществами; этот раствор носит название ксилемного сока.

Но как ксилемный сок может достичь вершины секвойя, дендрона (100 м)?

У некоторых растений он может подниматься вверх под действием корневого давления. Однако высота подъема сока под действием корневого давления ограничена, кроме того не все растения способны создавать его.

В 1724 году английский священник Стефан Хейлз показал, что ксилемный сок может подниматься вверх по растению благодаря процессу *транспирации,* т.е. испарению, воды с поверхности листьев.

Современные исследования строения растений и свойств воды позволили установить механизм движения ксилемного сока вверх.

1. Процесс транспирации начинается с испарения воды со стенок клеток листьев сначала в воздушные полости, находящиеся внутри листа, а затем через устьица листа в окружающую атмосферу.

2. Потеря воды в результате ее испарения создает дифицит воды в клеточных стенках, но этот дифицит быстро ликвидируется соседними клетками, а они в свою очередь также соседними и т.д.

3. В связи с сильным взаимным притяжением между молекулами воды (когезия), они как бы образуют единое целое. Испарение воды у вершины водяного столба, заполняющего ксилему, тянет за собой весь водяной столб, как канат - от листьев до корней.

Поскольку весь этот процесс запускает транспирация, а когезия между молекулами воды обеспечивает ее непрерывность, можно сказать, что механизм ксилемного транспорта обусловлен сочетанием присасывающего действия транспирации с когезией между молекулами воды. В отдельных случаях (у некоторых видов растений) этому способствует сосущая сила корня и корневое давление.

Транспортные функции флоэмы. Флоэма служит для транспорта жидких продуктов фотосинтеза (*флоэмного сока*). Большая часть питательных веществ транспортируется по флоэме в форме сахарозы (пищевой сахар) и других сахаров. Вокруг кончика корня в результате взаимодействия между частью сахаров и азота, поступающего в корни из почвы, образуются аминокислоты, которые могут поступать по ксилеме и флоэме в другие части растения и использоваться для синтеза белка. Флоэма может также содержать и минеральные вещества, поступающие в нее из отмирающих листьев.

Большинство исследователей принимает модель флоэмного транспорта, предложенную Эрнстом Мюнхом. В основе этой модели лежит представление об осмотическом поведении воды. Вода стремится переходить через проницаемые мембраны из более разбавленного раствора в тот, где общая концентрация растворенных веществ выше. Согласно теории Мюнха, в ситовидные клетки по механизму активного транспорта поступают растворенные вещества, в основном сахароза. Вслед за ними - осмотическим путем - в клетки поступает вода, что создает давление внутри одной из ситовидных клеток. Затем под действием этого давления раствор выталкивается в следующую клетку и т.д. В итоге раствор достигает такого участка, где его поглощают ткани, окружающие флоэму.

Клетки корней, поглощая сахар, уменьшают концентрацию растворенных веществ в ближайшей флоэме. Вслед за сахаром по закону осмоса из флоэмы вытекает вода, что приводит к снижению давления в ситовидных трубках корня. До тех пор пока давление во флоэме корня выше, чем во флоэме листьев, ток идет от листьев к корням. Когда же растение образует цветки, для роста которых необходимы пи-

тательные вещества, по мере поглощения сахара у близлежащего конца флоэмы его концентрация, а следовательно, и давление могут стать на этом участке флоэмы ниже, чем во флоэме корня. Так как содержимое флоэмы всегда движется к участку с самым низким давлением, образующиеся в листьях питательные вещества должны в данном случае передвигаться вверх, к развивающимся цветкам.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (КЛАССИФИКАЦИЯ)

Подцарства Высшие растения в настоящее время включает более 300 тыс. видов, объединенных в восемь отделов, из которых отдел риниофитов исчез еще в девонский период палеозойской эры.

Высшие растения обычно делятся на споровые (мхи, плауны, хвощи, папоротники) и семенные (голосеменные и покрытосеменные).

Отдел Моховидные. (Bryophyta) Моховидные - это древняя группа, самая примитивная группа высших растений, известных с каменоугольного периода. Они представлены 20-25 тыс. видов, распространенных на всех континентах. В Беларуси известно около 430 таксонов. Особенно широко они распространены в природных зонах (тундра, леса умеренного пояса и др.) северного полушария.

Большинство моховидных имеют расчлененное на стебель и листья тело, но есть и слоевидные формы. Это травянистые растения высотой от 1 мм до 60 см и более. У листостебельных отсутствуют корни. Всасывание воды и прикрепление к субстрату осуществляется выростами эпидермы (ризоиды). Сфагновые мхи усваивают воду всем телом.

Вегетативные органы сформированы ассимиляционной, проводящей, запасающей и покровной тканями, но у моховидных отсутствуют настоящие сосуды и механические ткани.

Это единственная группа растений, эволюция которой связана с регресивным развитием спорофита и преобладанием в жизненном цикле гаметофита. Спорофит - *спорогон* - состоит из коробочки и ножки, которая поставляет из гаметофита воду ипитательные вещества спорафиту.

Спорафит образует споры. С прорастанием спор начинается развитие гаметофита - полового поколения моховидных. Прежде всего развивается нитчатая или пластинчатая (у сфагнумов) *протонема*, на

которой закладываются почки, дающие в перспективе пластинчатые слоевища, или листостебельные побеги взрослого растения (гаметофита), на которых развиваются антеридии и архегонии.

Самую многочисленную группу моховидных составляет класс Настоящие мхи (около 10 тыс. видов), включающий зеленые и сфагновые мхи.

Зеленые мхи. Они распространены повсеместно и поселяются на различных субстратах (почве, камнях, деревьях и др.). Одним из самых распространенных зеленых мхов является *кукушкин лен*.

Архегонии и антеридии формируются у них на верхушке стеблей разных растений. В первых созревают двухжгутиковые сперматозоиды, а во-вторых - неподвижная яйцеклетка. Оплодотворение происходит во время дождя или при обильной росе. Из зиготы на верхушке женского гаметофита развивается спорофит, на котором в коробочке спорогона размещается спорангий, содержащий гаплоидные споры. После созревания споры могут прорастать в благоприятных условиях и давать протонему в виде зеленой разветвленной нити. Из почек протонемы развивается листостебельное растение мха. Зеленые мхи способны к вегетативному размножению молодыми побегами, почками, листьями и выводковыми телами.

Сфагновые мхи. Их еще называют белыми, или торфяными мхами. К сфагновым мхам относится около 350 видов, составляющих один род сфагнум. Доминируют на верховых болотах. В связи с тем, что у сфагновых мхов отсутствуют ризоиды вода и растворенные в ней вещества поступают непосредственно в клетки листа и стебля.

Анатомические особенности строения стебля и листа сфагнумов позволяют впитывать и удерживать большое количество воды, которая в в 30-40 раз превышает массу самого растения. Поэтому почва, где поселяются эти мхи, постепенно переувлажняется и заболачивается.

Антеридии и архехонии сфагнумов образуются либо на разных особях, либо на разных веточках одного растения. При прорастании спор образуется пластинчатая протонема с ризоидом. Из почки протонемы вырастает гаметофит.

Особенностью сфагновых мхов является беспрерывное нарастание стеблей верхушкой и отмирание нижней части. Полного сгнивания (разложения) этих мхов не происходит вследствие дифицита кислорода и выделение ими большого количества специфических органических кислот, которые подкисляют почву, угнетая тем самым раз-

витие микроорганизмов, представителей низшего трофического уровня (редуцентов), разлагающих растительные остатки.

В течение длительного времени происходит накопление запасов органических веществ в виде торфа. Из-за содержания в организме органических веществ сфагнолов (из фенольной группы) произошло название сфагновых мхов. Сфагнолы так же сдерживают развитие и микроорганизмов и других растений, выполняя таким образом средообразующую роль.

Процесс образования торфа идет очень медленно: слой торфа в 1 см накапливается за 10 лет, толщиной в 1 м - за тысячу лет.

В Беларуси болота занимают площадь около 2,5 млн.га с запасами торфа примерно 30 млрд $м^3$.

Торф используется, как топливо, удобрение для подзолистых почв, для приготовления кампостов, на подстилку, помогает сохранению плодов исемян.

Торф - важный источник сырья для получения уксусной кислоты, воска, парафина, нафталина, фенола, спирта, карбоновой кислоты и т.д.

Его используют в строительстве при изготовлении изоляционных плит, пластмасс и др.

Мхи играют существенную роль в регулировании водного баланса ландшафтов, крометого, они обеспечивают равномерный переход поверхностного стока вод в подземный, предохраняя почву от эрозии, но при интенсивном развитии способствуют заболачиванию сельхозугодий.

Печеночные мхи. Класс Печеночные мхи имеет свои характерные признаки. “Листья” у некоторых стеблевых печеночников расположены тремя рядами, ризоиды одноклеточные. Проще всего устроены талломные печеночники, тело которых представлено плоским слоевищем и не имеет деления на стебель и листья (рис. 68).

Печеночник Pellia широко распространен в Великобритании. Ширина тускло-зеленых плоских веточек около 1 см.

Половое размножение печеночных мхов (гаметофитов) происходит весной или вначале лета. Репродуктивные органы - мужские антеридии и женские архегонии - находятся на верхней стороне таллома на концах разветвлений (рис. 68). В них из материнских клеток гамет, ядра которых делятся митотически, образуются мужские и женские гаметы (рис. 69).

Для оплодотворения необходима вода, поглощая которую созревшие антеридии лопаются и высвобождают двухжгутиковые сперматозоиды. Шейка архегония, в это время, выделяет белки, которые привлекают мужские гаметы. Проникнув в брюшко архегония они оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы вырастает спорофит, не содержащий хлорофилла, у него образуется подставка, которая вырастает в гаметофит и обеспечивает питанием спорофит (рис. 70).

Бесполое размножение начинается с коробочки спорофита, содержащего материнские клетки спор, которые делятся митотически с образованием гаплоидных спор.

Весной споры становятся многоклеточными, в них появляются хлоропласты и они превращаются в гаметофит. При высыхании и разрыве коробочки, споры подхватываются и разносятся ветром или водой. Спора, попав в подходящее влажное место, сразу прорастает, из нее вырастает таллом гаметофитного поколения.

В Беларуси широкое распространение имеет *Маршанция многообразная*, в Красную книгу Республики Беларусь включено 15 видов мохообразных.

ОтделПапоротниковидные (Pterydophyta)..Папоротниковидные, или папоротники, возникли в девонский период, а уже в карбоне были представлены широко распространенными древовидными формами. Остатки отмерших папоротников образовали залежи каменного угля. К настоящему времени сохранилось примерно 12 тыс. видов, которые распространены везде, кроме полярных широт. В умеренной зоне Северного полушария они растут в сырых тенистых лесах, по лесным оврагам, кустарникам, сырым лугам и сосновых лесах (например, *орляк обыкновенный*).

Большинство папоротников - многолетние наземные растения, но есть и водные формы - однолетняя *сальвиния плавающая*, занесенная в Красную книгу Беларуси.

Древовидные папоротники произрастают в тропических лесах и имеют диаметр ствола около 0,5 м и высоту до 20-25 м. Многие растут как эпифитные или лианные формы.

Листья папоротников (часто их называют вайями) крупные с перисто-рассеченной листовой пластинкой и хорошо развитой проводящей системой прикрепляются к корневищу с придаточными корнями. Длина листьев может достигать нескольких метров.

Большинство папоротников - равноспоровое растение, из одинаковых спор развиваются обоеполые гаметофиты (заростки), питающиеся самостоятельно. К почве гаметофит прикрепляется ризоидами. Архегонии и антеридии располагаются на нижней стороне листа, там формируются соответственно женские и мужские гаметы.

Оплодотворение только в воде, обеспечивающей активное движение антеридиев к архегониям. Зигота дает начало диплоидному зародышу, развивающемуся во взрослое растение (рис. 71).

В Красную книгу Республики Беларусь занесено 7 видов папоротниковидных: *чистоус величавый*, *костенец постенный*, *многоножка обыкновенная*, *сальвиния плавающая*, *гроздовник полулунный* и др.

Отдел Голосеменные (Gimnospermae, Pinophyta). Голосеменные появились в конце девонского периода около 350 млн. лет назад. Предположительно они произошли от древних семенных папоротников, вымерших в начале каменноугольного периода.

Отдел современных голосеменных насчитывает более 700 видов. Наибольшее распространение они получили в умеренных широтах северного полушария. Среди них редко встречаются лианные формы. Листья голосеменных значительно отличаются от других растений по форме, размерам и анатомии. Листья располагаются поодиночке, по два или пучками.

Водопроводящая система (ксилема) голосеменных состоит преимущественно из трахеид, и лишь у некоторых групп имеются настоящие сосуды кселемы.

Голосеменные - вечнозеленые растения, одно - или двудомные. Семена формируются из голых семязачатков, отсюда название. Семязачатки расположены на мегаспорофилах или на семенных чешуях, собранных в женские шишки. В цикле развития спорофит преобладает над гамеофитам. Гамеофиты сильно редуцированы, а мужские гаметофиты голо- и покрытосеменных растений не имеют антеридиев.

Из шести ранее известных классов до настоящего времени дожили четыре: хвойные, саговниковые, гинкговые и гнетовые.

Класс Хвойные. Все хвойные - вечнозеленые, реже листопадные (например, лиственница) деревья или кустарники (некоторые кипарисовые) с игольчатыми или чешуевидными листьями.

Шишки хвойных раздельнополые; растения - чаще однодомные, реже - двудомные. Наиболее распространенными представителями

хвойных в Беларуси и России являются *сосна обыкновенная и ель обыкновенная*, строение, размножение и чередование поколений в жизненном цикле которых отражают характерные особенности всех хвойных.

Сосна обыкновенная - однодомное растение (рис. 72). В мае у основания молодых побегов образуются пучки зеленовато-желтых мужских шишек длиной 4-6 мм, содержащих микроспорофиллы под чешуйчатыми листочками. Снизу микроспорофил имеет два микроспорангия - пыльцевых мешка с пыльцевыми зернами, которые снабжены воздушными мешками, для облегчения переноса их ветром.

На других побегах этого же растения образуются женские шишки красноватого цвета, в пазухах прозрачных чешуеккоторых сидят крупные одревесневающие чешуи. На верхней стороне этих чешуй развиваются два семязачатка, образующие впоследствии *женский гаметофит* - *эндосперм* с двумя архегониями, имеющими крупную яйцеклетку.

В отличие от покрытосеменных растений, при оплодотворении, образовавшиеся в мужском гаметофите два спермия ведут себя по иному. Один из них сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, а другой отмирает (нет полярных ядер!). Семена сосны созревают на второй год и высыпаются из шишек.

По своему значению в биосфере и роли в хозяйственной деятельности человека хвойные, занимают второе место после покрытосеменных.

Представители других классов голосеменных менее известны, чем хвойные и встречаются преимущественно в южном полушарии. Произрастающие там саговниковые почти все являются декоративными растениями.

Эфедры - невысокие безлистые кустарники служат источником сырья для получения алкалоидов эфедрина.

Из четырех дикорастущих в Беларуси представителей класса Хвойные один вид - *пихта белая* занесена в Красную книгу.

Отдел Покрытосеменные, или Цветковые (Angispermae, или Magnoliophyta). Покрытосеменные - наиболее совершенная и самая многочисленная группа высших растений, включающая более 250 тыс. видов.

В Беларуси насчитывается 112 семейств, 500 родов и более 1750 видов (без учета интродуцированных и адвентивных форм, видов и сортов).

Предполагается, что возникли покрытосеменные в начале мелового периода мезозойской эры (около 125 млн.лет назад).

Важнейший признак покрытосеменных - *наличие цветка* - видоизмененного укороченного спороносного побега, приспособленного для размножения.

По сравнению с голосеменными пыльца цветковых попадает сначала не в пыльцевход семязачатка, а на рыльце пестика, предназначенного именно для улавливания пыльцы, это важная отличительная черта этой группы.

Особенности строения и значения цветка рассмотрены в главе вегетативные органы.

Покрытосеменные имеют высокоорганизованную систему с настоящими сосудами ксилемы. Кроме этого покрытосеменные имеют ситовидные трубки флоэмы с клетками спутницами, появление которых повысило эффективность транспорта веществ к корневой системе.

Эволюционный успех цветковых растений частично был обусловлен параллельным их развитием с некоторыми животными. Адаптация цветка была, как правило, направлена на максимальное увеличение шансов для переноса пыльцы (окраска, запах, съедобная пыльца и нектар), осуществляющегося привлеченными насекомыми-опылителями.

Одним из факторов широкого распространения покрытосеменных и увеличения их разнообразия является *биохимическая эволюция*. В некоторых группах покрытосеменных выработалась способность образовывать вторичные метаболиты (алкалоиды, хиноны, эфирные масла, кристаллы оксалата кальция и др.) - ядовитые вещества, защищающие их от растительноядных животных.

Классификация покрытосеменных

Отдел Покрытосеменные делят на два класса: Двудольные и Однодольные. Представители этих классов различаются прежде всего по строению семени и по некоторым другим органам и частям тела (табл. 15).

Таблица 15

Отличительные признаки одно- и двудольных растений

Признаки	Однодольные	Двудольные
Корневая система	Мочковатая, главный корень рано отмирает	Стержневая, хорошо развит главный корень
Стебель	Травянистый, не способен к вторичному утолщению, ветвится редко. Проводящие пучки без камбия, разбросаны по всему стеблю.	Травянистый или деревянистый, способен к вторичному утолщению, ветвится. Проводящие пучки, имеющие камбий, расположены одним большим массивом в центре стебля или имеют вид кольца
Листья	Простые, цельнокрайние, обычно без черешка и прилистников, часто с влагалищем, параллельным или дуговидным жилкованием. Расположение листьев двурядное.	Простые или сложные, края рассеченные или зубчатые, часто с черешком, прилистниками, сетчатым или пальчатым жилкованием. Расположение листьев очередное, супротивное.
Цветок	Трехчленный, реже двух- или четырехчленный.	Пяти-, реже четырехчленный.
Опыление	Большинство растений ветроопыляемые.	Большинство растений опыляются насекомыми.

Однако среди одно- и двудольных встречаются растения, у которых отдельные признаки не совпадают сприведенными в таблице. Так у вороньего глаза (класс Однодольные) жилкование листа перистое, а у подорожника (класс Двудольные) - дуговидное и имеется мочковатая корневая система.

Класс Двудольные состоит из 418 семейств, 10 тыс. родов и свыше 190 видов среди которых травянистые древесные и кустарниковые формы.

Класс Однодольные включает 122 семейства, свыше 3 тыс. родов и около 63 тыс. видов, что составляет лишь 1/4 видов цветковых растений.

Среди однодольных нет деревянистых растений, все они травянистые за исключением некоторых тропических видов пальм.

В Красную книгу Республики Беларусь занесено 180 видов высших растений, в том числе 84 вида двудольных и 60 - однодольных.

Лекция 14

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (Animalia)

Одноклеточные, или простейшие (Prothozoa)

Общая характеристика животных**.** Многообразие животных, их строение, особенности жизнедеятельности и поведения, развитие, их происхождение и эволюцию, распространение, значение в природе и жизни человека изучает *зоология - наука о животных*.

Животным свойственны особые черты организации, которые отличают их от растений. Наиболее глубокое различие заключается в характере питания этих организмов: растения - *автотрофы*, а животные - *гетеротрофы*. Подавляющее большинство животных - *подвижны*.

Клетки животных, в отличие от растений *не имеют* клеточной стенки, пластид, вакуолей. Запасной углевод - *гликоген*, а конечные продукты обмена - *амиак, мочевина, мочевая кислота*.

Известно около 1,5 млн. видов животных, населяющих все среды в биосфере.

Значение животных в природе огромно. Как потребители готового органического вещества, они являются *важнейшими звеньями цепей и сетей питания*. Животные являются *опылителями* растений, *распространяют плоды и семена, участвуют в почвообразовательных процессах, в формировании ландшафтов*.

Значительная роль животных в жизни человека связана с использованием их для получения продуктов питания, ценного промышленного сырья для производства меховой одежды, лекарственных препаратов, в качестве транспортных средств и др.

Велика и отрицательная роль многих животных в жизни человека. Ряд видов животных являются возбудителями болезней человека. Многие приносят вред сельскохозяйственным культурам. Яд многих животных опасен для человека (змеи, пауки, осы и др.).

Согласно современной системе, царство Животные подразделяется на два подцарства: Одноклеточные, или Простейшие и Многоклеточные.

4.8.1. Одноклеточные

Известно более 30 тыс. видов простейших и которых около 3,5 тыс. являются паразитами человека и животных. В основном это микроскопические животные, но встречаются достигающие нескольких миллиметров.

Общими чертами организации простейших являются следующие:

1. Их одноклеточное тело обладает функциями целостного организма.

2. Покровы простейших представлены либо *только плазматической мембраной,* либо еще и плотной и эластичной *пелликулой*. В цитоплазме различают два слоя: более плотный поверхностный - *эктоплазма* и более жидкий и зернистый внутренний - *эндоплазма*.

3. Оргоноиды движения большинства видов - *ложноножки, жгутики или реснички*.

4. Пища переваривается в *пищеварительных вакуолях* под действием ферментов лизосом.

5. У пресноводных одноклеточных имеются 1-2 *сократительные вакуоли,* поддерживающие *постоянное осмотическое давление*. У морских простейших сократительные вакуоли отсутствуют.

6. Газообмен осуществляется поверхностью тела.

7. Раздражимость у простейших осуществляется в форме таксинов.

8. Все простейшие размножаются *бесполым путем*. Для всех инфузорий характерен половой процесс-коньюгация, при которой увеличение тела особей не происходит. У малярийного плазмодиума и некоторых других наблюдается *чередование* поколений (бесполого и полового).

9. Большинство простейших обладает способностью образовывать цисты. Попав в благоприятные условия простейшие покидают оболочку цисты, начинают питаться и размножаться.

Тип Простейшие подразделяется на классы: Корненожки, Жгутиковые, Инфузории и Споровики.

Класс Корненожки. Типичным представителем класса является *амеба* - обитатель пресных водоемов. Она имеет форму маленького цитоплазматического комочка, постоянно меняющегося свою форму (рис. 73).

Питается амеба фагоцитозом, захватывая бактерий, одноклеточные, водоросли и детритные частицы. Образовавшаяся фагосома сливается с лизозомой и образуется *пищеварительная вакуоль*. Остатки непереваренной пищи удаляются из тела амебы путем экзоцитоза.

В цитоплазме имеется *сократительная вакуоль,* которая с периодичностью 1-5 мин. меняет объем, удаляя содержимое наружу.

Газообмен осуществляется диффузно через плазматическую мембрану.

Размножается амеба путем митотического деления клетки надвое. Способны образовывать цисты.

Класс Жгутиковые. Представители этого класса характеризуются наличием одного или более жгутиков. Тело их покрыто эластичной оболочкой - пелликулой. Размножаются бесполым путем (эвглена зеленая) и с чередованием бесполого и полового поколения (многие другие). В классе имеются и автотрофы (фототрофы) и гетеротрофы.

Один из представителей класса - эвглена зеленая - обитатель пресных стоячих водоемов. Имеет *смешанный* (авто-и гетеротрофный) тип питания. При длительном пребывании эвглены в темноте хлорофилл у нее разрушается и она начинает заглатывать пищу. Ориентация на свету осуществляется *глазком* (стигмой) (рис. 74). При *размножении* деление эвглены происходит в продольном направлении.

Класс Инфузории - это наиболее сложно устроенные простейшие. Движутся инфузории с помощью ресничек, имеют два ядра - большое и малое, выполняющими разные функции. Половой процесс - **коньюгация.**

Инфузория- туфелька - обитатель мелких стоячих водоемов. Ее длина - 0,1-0,3 мм. Благодаря пелликуле тело ее постоянно сохраняет форму туфельки (рис. 75). Реснички, расположенные правильными продольными рядами совершают согласованные волнообразные колебания.

Питание сложное. Пищевые частицы с помощью ресничек подают сначала в рот, а затем вглотку, где они фагоцитируются и проникают в цитоплазму. Образовавшаяся пищеварительная вакуоль движется с цитоплазмой по кругу и за 1-1,5 ч пища переваривается, всасывается в цитоплазму, а оставшиеся частицы через отверстие в пеликуле – *порошицу* – выводятся наружу.

Сократительных вакуолей у унфузории-туфельки две: в передней и задней частях тела. Сокращаются они каждые 20-30 сек попеременно.

Размножение бесполое. Сначала делятся оба ядра: большое амитотически, а мелкое митотически, а затем происходит поперечное деление клетки. Коньюгация наступает периодически после ряда бесполых поколений, а через некоторое время инфузории приступают к активному бесполому размножению делением.

Класс Споровики. – исключительно паразитические простейшие, живущие в эпителиальных, кровяных и других клетках человека и хордовых, а также беспозвоночных животных.

Малярийный плазмодиум – возбудитель малярии. В его жизненном цикле имеется смена хозяев. Половое размножение происходит в кишечнике самки малярийного комара (основной хозяин), а бесполое в эпителиальных клетках печени и эритроцитах человека (промежуточный хозяин). Со слюной самки комара паразиты (спорозоиты) проникают в кровь и попадают в клетки эпителия печени, где они размножаются многократными делениями (*шизогония*). Через 7-10 суток спорозоиты переходят снова в кровь, проникают в эритроциты, питаются гемоглобином и вновь размножаются шизогонией. Эритроциты разрушаются, а новые паразиты поражают другие эритроциты. Массовое разрушение эритроцитов сопровождается развитием тяжелого малокровия. Ядовитые продукты метаболизма паразитов попадая в плазму крови вызывают у человека лихорадку с повышением температуры тела до 40^0С, головную боль, озноб.

После смены ряда поколений некоторые из паразитов в эритроцитах не размножаются, а растут и превращаются в предшественников половых клеток. Однако их полное созревание происходит в кишечнике самки комара, которая сосала кровь больного малярией человека. После оплодотворения, подвижная зигота внедряется в эпителий желудка комара. Ядро зиготы делится один раз мейотически и много раз митотически. Образовавшиеся в большом количестве спорозоиты с гемолимфой подносятся к слюнным железам самки, проникают в них и после этого самка способна заразить человека малярией.

Многообразие и значение одноклеточных. Мир одноклеточных организмов разнообразен и многие из них по своей организации отличаются от уже рассмотренных. Так, многие виды *корненожек-фараминифер*, обитающие на дне океанов имеют тело, заключенное в известковую раковину. После отмирания фараминифер образуется известняк, идущий на приготовление мела и используемый человеком как строительный материал. Есть среди корненожек и паразитические виды, например, *дизентерийная амеба*.

Некоторые жгутиковые, например *вольвокс* объединяют в своей колонии от 8 до 10 тыс. двужгутиковых особей.

Многие виды жгутиковых паразиты человека и животных. Так, например один из видов *трипаносом* вызывает сонную болезнь. *Лямблия* вызывает заболевания кишечника, печени и др.

Многие жгутиконосцы и другие одноклеточные образуют начальные звенья трофической цепи в водоемах.

Эвгленовые водоросли являются индикаторами загрязнения водоемов.

Простейшие – самый древний тип животных. Предполагают, что от жгутиковых (через колониальные формы) ведут свое начало все многоклеточные организмы.

4.8.2. Многоклеточные

Общая характеристика многоклеточных. Многоклеточные животные произошли от простейших и составляют самую многочисленную группу, насчитывающую более 1,5 млн. видов.

Одной из важнейших черт организации многоклеточных является морфологическое и функциональное различие клеток их тела.

Специализация сходных клеток привели к формированию *тканей*, разные ткани объединились в *органы*, последние в свою очередь – в *системы органов*.

Взаимосвязь и координация работы органов требовали появления регуляторных систем – первичной и эндокринной.

Увеличение размеров тела животных вызвало появление внутритранспортных циркуляторных систем, доставляющих удаленным от поверхности тела тканям и органам питательные вещества, кислород, а также удаляющих конечные продукты обмена веществ. Такой циркуляторной транспортной системой стали жидкая ткань – кровь.

Интенсификация дыхательной активности шла параллельно с прогрессивным развитием нервной системы и органов чувств. Центральный отдел нервной системы переместился в передний конец тела животных, что привело к обособлению головного отдела и позволило животными получать информации об изменениях в окружающей среде и адекватно реагировать на них.

По наличию или отсутствию внутреннего скелета животные подразделяются на две группы – *беспозвоночные* (все типы, кроме Хордовых) и *позвоночные* (тип Хордовые).

В зависимости от происхождения ротового отверстия у взрослого организма выделяют две группы животных: первично- и вторичноротые. *Первичноротые* объединяют животных, у которых первичный рот зародыша на стадии гаструлы – бластопор – остается ртом взрослого организма (все типы кроме Иглокожих и Хордовых). У Иглокожих и Хордовых первичный рот зародыша превращается в анальное отверстие, а истинный рот закладывается вторично в виде эндодермального кармана – *вторичноротые*.

По типу симметрии тела выделяют группу *лучистых, или радиалопосиметричных*, животных (типы Губки, Кишечнополостные и Иглокожие) и группу *двусторонне*-симметричных (все остальные типы животных).

На основании наличия наиболее существенных общих черт строения многоклеточные подразделяются на 14 типов, часть из которых рассматривается в настоящем учебнике.

4.8.3. Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Общая характеристика типа. Известно около 9 тыс. видов. Это низшие, преимущественно морские, многоклеточные животные, прикрепленные к субстрату или плавающие в толще воды.

Главнейшие общие черты организации представителей этого типа следующая:

1. Тело мешковидное и состоит из двух слоев клеток: наружного – *эктодерма* и внутреннего – *энтодерма*, между ними заключено бесструктурное вещество – мезоглея (рис. 76).
2. Радиальная или лучевая симметрия.
3. Характерны две жизненные формы: сидячий мешковидный полин и свободоплавающая дисковидная медуза. Но есть кишечнополостные, не имеющие медузоидной стадии или утратившие полиноидную жизненную форму.
4. Ткани имеются только у коралловых полипов. В составе наружного и внутреннего слоев имеются стрекительные клетки, служащие средством защиты и нападения. Многие процессы жизнедеятельности протекают у кишечнополостных на клеточном уровне.

5. Пищеварительная система примитивна и состоит из слепозамкнутой кишечной полости и ротового отверстия. Пищеварение пищи начинается в кишечной полости под влиянием ферментов, а заканчивается в специализированных клетках энтодермы, т.е. процесс пищеварения смешанный. Непереваренные остатки пищи удаляются через ротовые отверстия.
6. Нервная система диффузного типа состоит из равномерно размещенных в теле нервных клеток, соединенных между собой отростками и образующих нервную сеть.
7. Размножение происходит как бесполым, так и половым путем. Незавершенное бесполое размножение – *почкование* – приводит к образованию у ряда видов колоний (представители класса Коралловые полипы). Есть среди кишечнополостных раздельнополые и гермафродитные организмы. Оплодотворение осуществляется в воде, т.е. наружное.

Тип Кишечнополостные объединяет три класса: Гидроидные, Сцифоидные и Коралловые полипы.

Представителем **класса Гидроидные** является пресноводная *гидра*- одиночный полип с продолговатым (до 1 см) мешковидным телом.

Гидра – хищное животное. Стрекательными нитями своих щупалец она парализует мелких водных животных и заглатывает их. Далее осуществляется смешанное пищеварение.

Размножение гидры бесполое и половое. Бесполое начинается в теплое время сезона с образованием почки и последующего деления молодой гидры.

С наступлением осенних холодов начинается половое размножение гидры. Некоторые промежуточные клетки эктодермы дифференцируются в мужские и женские половые клетки. Зигота окружается плотной защитной оболочкой, зимой и весной у нее развивается молодая гидра, размножающаяся почкованием.

Представители **класса Сцифоидные** встречаются во всех морях. Тело у них утолщенное, зонтикообразное, по краям расположены щупальца (рис. 77). Подвижный образ жизни привел к прогрессивным изменениям в строении нервной системы: появлению нервного кольца по краю зонтика, нескольких нервных узлов (ганглиев), органов равновесия и зрения.

У большинства медуз при размножении наблюдается смена двух поколений – бесполого (полип) и полового (медуза). При массовом размножении медузы становятся пищевыми конкурентами рыб.

Класс Коралловые полипы представлен исключительно морскими теплолюбивыми организмами. В цикле развития отсутствует форма медузы.

Строение более сложное, чем у гидроидных полипов. Тело помещено в известковый наружный скелет, имеются дифференцированные мышечные ткани, нервная система имеет больше ганглиев у ротового отверстия.

При половом размножении развивается плавающая личинка, благодаря которой коралловые полипы расселяются.

Среди одиночных мягких коралловых полипов широко известны *актинии*, которых за разнообразную окраску называют морскими цветами.

Известковые скелеты колониальных форм образуют рифы и океанические острова – *атоллы*.

4.8.4. Тип Плоские черви (Plathelminthes).

Общая характеристика типа. К типу относится около 25 тыс видов. Часть из них - свободноживущие хищники, обитающие в морях и пресных водах, другие - паразиты позвоночных животных и человека, вызывающие различные заболевания. Размеры тела от нескольких миллиметров до 10 м.

Тип включает три класса: Ресничные, Сосальщики и Ленточные.

Характерные черты типа следующие:

1. Тело *плоское*, его форма листовидная или лентовидная (у ленточных червей).

2. У плоских червей впервые в животном мире развилась *двусторонняя* симметрия *(билатеральная)*.

3. Между экто- и энтодермой находится *третий слой* - *мезодерма*. Это первые трехслойные животные.

4. Стенку тела образует *кожно-мускульный мешок* из нескольких слоев мышц - кольцевых, продольных, косыхи спинно-брюшных, что дает способность кругообразным и сложным движениям.

5. Полость тела *отсутствует*, т.к. пространство междустенкой тела и внутренними органами заполнено рыхлоймассой клетой - *паренхимой*.

6. Пищеварительнаясистема состоит из двух отделов:эктодермальной *передней кишки*, представленной ртом и мускулистой глоткой, способной у хищных червей выворачиваться наружу, проникать внутрь жертвы и высасывать ее содержимое, и слепо замкнутый энтодермальной *средней кишки*. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот.

7. Выделительная система *протонефридиального* типа (имеются выделительные поры).

8. Нервная система представлена парным *головным ганглием* и отходящими от него *нервными стволами*. Нервные стволы - это нервные клетки и их отростки. У всех плоских червей развиты органы осязания химического чувства, равновесия, а у свободноживущих - и зрения.

9. Плоские черви - гермафродиты (за редким исключением). У пресноводных плоских (ресничных) червей развитие прямое, у морских - с планктонной личиночной стадией. У паразитических червей (сосальщиков и ленточных) циклы развития сложные с наличием одной или нескольких личиночных стадий и сменой нескольких хозяев.

Класс Ресничные черви представлен свободноживущими водными, редко наземными видами. Движение их обеспечивается работой ресничек и сокращением мускулатуры. Многие виды способны к регенерации.

Типичный представитель ресничных червей - *молочно-белая планария* - обитает в пресной воде стоячих водоемов (рис. 78). Планария - хищное животное, гермофродит. Оплодотворение внутреннее, перекрестное. Развитие прямое.

Все представители **класса Сосальщики** - паразиты.

Общими приспособлениями к паразитизму являются: 1) наличие защитного покрова - кутикулы, способной защищать организм от пищеварительных соков хозяина; 2) разнообразные приспособления для прикрепления к телу хозяина: присоски, крючки и др.; 3) регресивное развитие нервной системы и органов чувств; 4) просто устроенная нервная система или ее отсутствие;5) очень высокая плодовитость; 6) усложнение цикла развития, состоящее в чередовании способов размножения и смене хозяев. В организме основного хозяина происходит

половое размножение, в организме промежуточного хозяина - бесполое размножение.

Представитель класса - *печеночный сосальщик* поселяется в желчных протоках рогатого скота (редко человека) и питается кровью и питательными веществами, накопленными в клетках печени.

Цикл развития сосальщика сложный, со сменой нескольких партеногенетических поколений и одного полового. После внутреннего оплодотворения и созревания яйца должны попасть в воду, где из них выходят личинки, активно проникающие в тело моллюска (малого прудовика). В нем личинка червя партеногенетически дважды размножается, изменяется и опять выходит в воду, похожая на взрослого червя, но с мускулистым хвостом. Далее она оседает на прибрежной растительности, теряет хвост и покрывается плотной оболочкой. С зеленым кормом цисты могут попасть в организм домашних животных, где они превращаются во взрослого червя.

Опасными паразитами человека являются *кошачья двуустка* и *кровяная двуустка*. Личинка последней внедряется в кожу человека при купании.

Класс **Ленточные черви** представлен исключительно эндопаразитами, полностью утратившими собственные органы пищеварения и всасывают переваренную хозяином пищу всей поверхностью длинного лентовидного тела.

Бычий цепень (около 10 м) живет в тонком кишечнике человека (основной хозяин), его личинка – в мышечной ткани крупного рогатого скота (промежуточный хозяин).

Тело состоит из головки, шейки и члеников (около 1000) (рис. 79). Оплодотворение внутреннее, перекрестное, редко самооплодотворение. Из организма человека наружу выводятся последние 4-5 члеников, заполненных оплодотворенными яйцами. Число яиц в одном членике может достигать 200 тыс. За год бычий цепень образует 600 млн. яиц. Продолжительность его жизни составляет около 20 лет.

В кишечнике крупного рогатого скота из яйца выходит микроскопическая личинка с шестью крючками. С помощью крючков она проникает в лимфатические и кровеносные сосуды и по ним – в разные органы. Часть личинок застревает в мышечных тканях, растет и превращается в пузырчатую стадию – финку – пузырек с головкой и четырмя присосками. При употреблении плохо прожаренного мяса головка червя выкручивается из пузырька и прикрепляется к стенке

кишки. Шейка червя начинает отделять членики, пузырь вскоре отпадает.

К классу Ленточные черви относятся также *свиной цепень, эхинокок, лентец широкий* и др.

4.8.5. Тип Круглые черви (Nemathelminthes)

Общая характеристика типа. Тип включает более 15 тыс. видов. Есть свободноживущие и паразитические формы. Свободноживущие достигают небольших размеров, а паразитические нескольких (до 8 м) метров – паразиты китов.

Характерные черты организации.

1. Тело тонкое, цилиндрическое, округлое, на концах заостренное (рис. 80).
2. Кожно-мускульный мешок состоит из *неклеточной кутикулы* снаружи и находящихся под ней *однослойного эпителия* и слоя *продольных мышечных волокон*.
3. Полость тела – первичная, заполненная жидкостью. Большое давление полостной жидкости служит *цитоскелетом* и транспортирует вещества.
4. Впервые в животном мире *пищеварительная трубка* подразделяется на три отдела – переднюю, среднюю и заднюю кишку. В переднем отделе есть ротовое отверстие, ведущее в глотку, которая работает как насос и отделена от ротовой полости клапаном. В *средней кишке* пища переваривается и всасывается. За средней кишкой идет *эктодермальная задняя кишка,* заканчивающаяся открытым *анальным отверстием*.
5. Выделительная система – парные боковые каналы, сливающиеся под глоткой и открывающиеся на брюшной стороне *выделительным отверстием*.
6. Нервная система –*окологлоточный ганглий* с отходящими продольными нервными стволами, связанными полукольцевыми нервными перемычками. Имеются органы вкуса, осязания, а у свободноживущих – светочувствительные глаза.

7. Круглые черви – *раздельнополые* животные. Размножаются только половым способом. Самки и самцы внешне различимы. Оплодотворение внутреннее, в развитии имеется стадия личинки.

Наиболее известными представителями паразитических круглых червей являются аскарида человеческая, острица детская, власоглав, трихина, а растений – картофельная, свекловичная, земляничная и другие нематоды.

Аскарида человеческая паразитирует в тонком отделе кишечника. Тело червя достигает длины 20-40 см. Самцы меньше самок и отличаются загнутым на брюшную сторону концом тела. Питается полупереваренной пищей хозяина.

Цикл развития сложный. Оплодотворенные яйца попадают в почву и при хорошей ее аэрации и температуре не ниже 20^0С, в течение месяца развиваются. Яйцо становится инвазионным. В кишечнике человека из яйца выходит упругая личинка, которая легко пробивает слизистую оболочку кишки и проникает в кровеносные сосуды. С током крови через воротную и нижнюю полую вену они проникают в правое предсердие, правый желудочек и в легкие (по легочным артериям), затем в бронхи, трахею и глотку. За период миграции личинка развивается в присутствии кислорода. Из глотки она проникает в кишечник, где и завершает свой цикл развития. Живет около года.

Большой вред, наносимый широко распространенными паразитическими организмами, в том числе червями, вызвало становление науки *паразитологии*, в задачи которой входит изучение биологии и разработка мер борьбы с ними и профилактики. Большой вклад в развитие паразитологии внес академик К.И. Скрябин.

4.8.6. Тип Кольчатые черви (Annelida).

Общая характеристика типа. Кольчатые черви – крупный (около 9 тыс. видов) тип высших свободноживущих морских, пресноводных и почвенных животных.

От древних предков класса Многощетинковые (морские) черви произошли и членистоногие.

Главные прогрессивные черты строения кольчецов следующие:

1. Тело состоит из многочисленных *сегментов* (колец) – от 5 до 800. Сегментация метамерная (рис. 81).
2. У малощетинковых червей сегментация тела однородная, у многощетинковых группы сегментов, сходных по строению и функциям объеденены в отделы тела – головной, туловищный и анальную лопасть.
3. Полость тела *вторичная*, или целом. В каждом сегменте целом – это два мешка с целомической жидкостью
4. Кожно-мускульный мешок – это эластичная *кутикула*, под которой *однослойный эпителий* и два мышечных слоя: *кольцевой* наружный и развитый *продольный* – внутренний.
5. Впервые (у многощетинковых) появляются специализированные органы движения – парагодии – двулопастные (со щетинками) выросты стенок тела сегментов, в которые заходит целом (рис. 82).
6. Из трех отделов пищеварительной системы передний дифференцирован на рот, глотку, пищевод, зоб, желудок.
7. Впервые появляется *замкнутая* кровеносная система, состоящая из брюшного и спинного сосудов. В каждом сегменте сосуды соединены *кольцевыми сосудами* (рис. 82).
8. Органы дыхания многощетинковых червей - жабры - перистые тонкостенные выросты спинных лопастей параногодий, пронизанные кровеносными сосудами. Малощетинковые черви дышат всей поверхностью тела.

9. Органы выделения - попарные метонефридии (рис. 82).

10. Нервная система ганглионарного типа. Она состоит *из надглоточных и подглоточных ганглиев*, соединенных *нервными стволами* в окологлоточного кольца, и многих пар ганглиев брюшной нервной цепочки, по одной паре в каждом сегменте (рис. 82). Органы чувств разнообразны: зрения (у многощетинковых), осязания, химического чувства и равновесия.

11. Подавляющее число кольцетов - *раздельнополые* организмы, реже *гермафродиты*. Оплодотворение у почвенных форм *внутреннее*. Развитие с метаморфизмом (у многощетинковых червей) либо прямое (у малощетинковых червей, пиявок). Некоторые виды размножаются и бесполым путем (фрагментацией с последующей регенерацией недостающих частей тела).

Тип Кольчатые черви состоит из трех классов - Многощетинковые, Малощетинковые и Пиявки.

Класс Многощетинковые - морские животные. Есть прикрепленные формы. Часто - это хищники. Многощетинковые черви раздельнополые, оплодотворение наружное. Дышат жабрами.

Типичные представители этого класса - *нереиды и пескожил*. Нереиды успешно акклиматизированы в Каспийском море, как кормовой объект осетровых и других рыб.

Класс Малощетинковые - в основном обитатели почвы, но известны и пресноводные формы. Параподий нет, есть немногие щетинки. Все малощетинковые черви - гермафродиты. Оплодотворение внутреннее.

Один из представителей этого класса - дождевой червь. Живут дождевые черви в почве. В полости пищевода есть протоки, куда открываются известковые железы. Их секреты нейтрализуют кислоты, которыми богата потребляемая червями пища. В средней кишке пища переваривается и всасывается.

Движение крови осуществляется сокращением пяти передних кольцевых сосудов (“сердец”).

Для дождевых червей характерна высокая способность к регенерации.

Почвенные кольчатые черви - полезные животные. Их значение отмечал еще Ч. Дарвин. Ежегодно на поверхности Земли они обрабатывают слой почвы толщиной в 5 см. Количество почвы, пропускаемой через пищеварительный тракт червей, в Европе колеблется от 6 до 84 т/га, а в Камеруне - до 210 т/га.

Пресноводные малощетинковые черви играют существенную роль в питании донных рыб.

В заключении характеристики типа Кольчатые черви следует отметить, что наиболее древними из них являются морские многощетинковые черви, от которых произошли малощетинковые, а от них - пиявки.

4.8.7. Тип Моллюски (Mollusca)

Общая характеристика типа. *Моллюски* - крупный по числу видов (130 тыс.) тип животных. Обитают преимущественно в морях (мидии, устрицы, кальмары, осминоги и др.), пресных водоемах (беззуб-

ка, прудовики, живородки, перловицы, шаровки, катушки и др.), реже - во влажной наземной среде (слизень, виноградная улитка и др.). Размеры тела взрослых моллюсков составляют от нескольких миллиметров (шаровки) до 20 м (осминоги). Большинство у них - малоподвижные животные, некоторые ведут прикрепленный образ жизни (устрицы, дрейссена и др.), и только головоногие моллюски способны быстро передвигаться реактивным способом.

Основные характерные черты строения моллюсков следующие:

1. Тело моллюсков не сегментировано и состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. На голове расположены глаза, органы осязания — щупальца. Туловище покрыто мантией, представляющей собой вырост спинной части кожи, спускающийся по бокам тела в виде складок. Ее эпителий выделяет раковину. Она либо цельная, либо двустворчатая, либо состоящая из черепицеобразно накладывающихся друг на друга пластинок. Раковина трехслойная: наружный слой органический, средний — фарфоровый и внутренний — перламутровый. Средний и внутренний слои раковины состоят из углекислой извести. У некоторых групп моллюсков раковина погружена под кожу (слизни, головоногие моллюски) или исчезает совсем (паразитические формы).

2. Орган передвижения - нога - непарный мускулистый вырост брюшной стенки тела.

3. Между мантией и туловищем находится мантийная полость, в которой размещены органы дыхания, анальное, выделительное и половое отверстия.

4. Моллюски — вторичнополостные животные, но во взрослом состоянии у большинства из них от целома сохраняются лишь два участка: околосердечная сумка и участок около половой железы. Все промежутки между органами заполнены соединительной тканью, однако есть и промежутки, заполненные жидкостью.

5. Способы добычи пищи разнообразны; у подвижных форм это хищничество (головоногие, некоторые брюхоногие моллюски), у малоподвижных — питание частями растений с помощью роговой зубчатой пластинки (терки), покрывающей язычок (брюхоногие), либо фильтрационным способом (двустворчатые моллюски). В пищеварительной системе по сравнению с кольчатыми червями происходит усиление дифференциации ее отделов. Появились пищеварительные железы; слюнная и печень.

6. Органы дыхания у водных моллюсков — жабры, у наземных — легкое. Оно представляет собой обособленный участок мантийной полости, сообщающийся с воздушной средой через дыхательное отверстие, запираемое кольцевым сфинктером. Влажная стенка мантии пронизана многочисленными кровеносными сосудами, осуществляющими обмен газов. Для вентиляции легочной полости моллюски, живущие в воде, периодически поднимаются к ее поверхности.

7. В кровеносной системе у моллюсков появился центральный пульсирующий орган — сердце, состоящее из предсердия и желудочка, покрытых околосердечной сумкой (перикардием). Кровь течет не только по собственно кровеносным сосудам, но и по полостям между органами. Такая кровеносная система называется незамкнутой. Кровь чаще всего бесцветная, реже голубая из-за присутствия медьсодержащего дыхательного пигмента — гемоцианина.

8. Органами выделения служат парные почки, по своему строению сходные с метанефридиями кольчатых червей. Воронка почки сообщается с полостью перикардия.

9. Нервная система разбросанно-узлового типа, т.е. нервные клетки собраны в немногочисленные компактные парные нервные узлы, соединенные между собой нервными стволами, полностью освобожденными от нервных клеток. Из органов чувств у моллюсков имеются глаза, органы равновесия, химического чувства и осязания.

10. Размножаются моллюски только половым путем. Большинство из них раздельнополые, у гермафродитных форм (легочные моллюски) оплодотворение перекрестное.

Наиболее многочисленны два класса Брюхоногие и Двустворчатые.

Класс Брюхоногие — самый многочисленный класс моллюсков. Размеры их тела варьируют от 2 мм до 60 см. Брюхоногие приспособились к жизни в морях, пресных водоемах и на суше. Раковина коническая или спиральная, у активных хищников и части наземных видов подвергается редукции. Тело состоит из Хорошо обособленной головы, несущей 1-2 пары щупалец и парные глаза, ноги (различной формы) и туловища. Туловище спирально закручено и асимметрично, как и раковина, В пищеварительной системе значительно дифференцирован передний отдел кишечника. В глотке имеется подвижный мускулистый вырост — язычок, покрытый теркой, и челюсти. Сюда

же открываются протоки парных слюнных желез. Дыхание осуществляется с помощью жабр или легкого. Брюхоногие раздельнополые или гермафродиты.

Прудовик обыкновенный — типичный обитатель прудов, озер, тихих заводей рек. Имеет конусовидную, спирально закрученную раковину. На голове расположена пара щупалец. Дыхание легочное. Питается путем соскабливания теркой мягких тканей растений. Гермафродит, оплодотворение перекрестное. Откладываемые яйца в виде слизистых шнуров прикрепляет к водным растениям. Из яиц развиваются молодые особи.

Прудовик малый является промежуточным хозяином печеночного сосальщика — опасного паразита человека и сельскохозяйственных животных (рис.83).

Виноградная улитка — наземный брюхоногий моллюск южных и западных районов СНГ. Объедая почки и листья виноградной лозы, наносит вред виноградникам. В ряде стран Европы используется в пищу.

Слизни имеют вытянутое, лишенное раковины, покрытое слизью тело. Повреждают плоды и листья многих культурных растений.

Брюхоногие моллюски играют большую роль в пищевых цепях различных природных биоценозов.

Класс Двустворчатые объединяет малоподвижных морских и пресноводных моллюсков. Тело заключено в раковину, состоящую из двух створок, соединенных между собой на спинной стороне при помощи связки и зубов. Открывания створки раковины пассивно благодаря эластичности связки. Закрываются они при помощи двух мышц-замыкателей, расположенных поперек тела моллюска и прикрепленных своими концами к двум створкам раковины. Сокращением мышц створки притягиваются друг к другу.

Главная особенность двустворчатых — отсутствие головного отдела тела, а следовательно, глотки с теркой. Тело двусторонне-симмегричное, сплюснутое с боков; Состоит из туловища и ноги. У прикрепленных моллюсков (устрица) нога редуцирует.

Тело покрыто мантией, которая прикрывает его, свешиваясь с боков в виде складок. На спинной стороне она срастается с телом моллюска.

По обеим сторонам ноги расположены две пластинчатые жабры. Жабры, а также внутренняя сторона мантии покрыты ресничками,

биением которых создается ток воды через вводный (нижний) сифон в мантийную полость. Таким образом, жабры у двустворчатых моллюсков являются не только органом дыхания, но и фильтрующим устройством для улавливания взвешенных в воде пищевых частиц. Такой способ добычи пищи характерен для малоподвижных организмов и называется фильтрационным.

Выделительная система представлена парными почками. Кровеносная система незамкнутая.

Органы чувств развиты слабо.

Двустворчатые — раздельнополые животные. Оплодотворение чаще всего наружное.

Беззубка — типичный представитель двустворчатых моллюсков - обитает в пресных водоемах со слабым течением (рис. 84). Имеет широкую тонкую раковину со слаборазвитым перламутровым слоем. Створки раковины соединены только при помощи эластичной связки, зубы отсутствуют, отсюда название — беззубка.

Половые органы беззубок расположены в основании ноги. Самка откладывает яйца внутрь собственных наружных полужабр, где они оплодотворяются спермой самца, занесенной вместе с водой в мантийную полость, Из оплодотворенных яиц развиваются двустворчатые личинки. На внутреннем крае створок их раковины имеются зубчики. С их помощью личинки прикрепляются к жабрам или коже рыб после того, как они попадут из организма самки моллюска в воду. Некоторое время они питаются за счет воспаленных тканей рыбы, подрастают и, выпав из опухоли на дно водоема, продолжают свое развитие. Свободные личинки в жизненном цикле малоподвижных животных обеспечивают возможность их расселения.

Значение двустворчатых велико и разнообразно. Среди них есть морские виды, которые человек употребляет в пищу (*устрица, мидия, гребешок).*

Поскольку запасы этих моллюсков истощены, их разводят в больших количествах на морских "фермах" (специально подготовленные отмели и охраняемые от хищников небольшие бухты, искусственные водоемы).

Мясо пресноводных видов (*перловицы, беззубки*) используется для откорма свиней и уток, а перемолотые раковины моллюсков - для минеральной подкормки молодняка. Из раковин многих пресноводных видов изготавливают перламутровые изделия — пуговицы, броши и

др. Издавна существует промысел морских жемчужниц для получения натурального жемчуга.

Среди двустворчатых есть немало видов, наносящих вред хозяйственной деятельности человека. Так, корабельный червь точит длинные ходы в дереве, из-за чего выходят из строя портовые сооружения, днища кораблей. Моллюск *дрейссена* прикрепляется к различным гидротехническим сооружениям (водотоки, водозаборные трубы, защитные решетки), что затрудняет проход воды и требует постоянной чистки от обрастания.

В естественных водоемах велика роль двустворчатых моллюсков как биологических фильтров, способствующих самоочищению воды. Они являются излюбленной пищей придонных рыб.

Тип членистоногие (arthropoda)

Общая характеристика типа. Тип Членистоногие — самый разнообразный и многочисленный тип животного царства, объединяющий более 1млн видов. Развившись от предков, которые вели водный образ жизни, благодаря приобретению ряда крупных адаптивных разнообразных морфофизиологических приспособлений, они сумели заселить все жизненные сферы: воду, почву, воздушную среду.

Общие черты организмов следующие: членистоногие — разнородно сегментированные животные. Группы сходных сегментов образуют три отдела: голову, грудь и брюшко, выполняющие различные функции. Сегменты и отделы тела могут сливаться друг с другом.

1. Тело покрыто плотной хитиновой кутикулой, в состав которой входят липиды, протеины и азотистое органическое вещество — хитин. Затвердевание кутикулы осуществляется путем ее пропитки оксидом кальция (у ракообразных и многоножек) или задубленными белками (у паукообразных и насекомых). Хитиновая кутикула наземных групп членистоногих препятствует высыханию их тела, что позволило им широко освоить наземные местообитания. Хитиновый покров образует твердый наружный скелет, вследствие чего рост животных неравномерен и сопровождается периодической линькой. Старая кутикула отделяется от тела, лопается, и животное покидает ее. Тем временем кожный эпителий выделяет новую мягкую кутикулу. Пока новый покров окончательно не затвердеет, размеры тела животного быстро увеличиваются.

2. Благодаря наличию хитиновой кутикулы исчезает кожно-мускульный мешок. Поперечно-полосатые мышцы собраны в отдельные пучки и прикреплены изнутри к хитиновому покрову, что обеспечивает членистоногим возможность производить быстрые и частые движения (например, работа крыльев насекомых).

3. Конечности членистоногих представляют собой дальнейшее развитие двуветвистых параподий кольчатых червей. Состоят они из члеников, подвижно соединенных друг с другом при помощи суставов, и выполняют разнообразные функции: передвижения, дыхания, захвата и измельчения пищи, осязания, половую и др.

4. Полость тела членистоногих смешанная. Она образуется за счет слияния первичной и вторичной полостей в процессе эмбрионального развития и выполняет распределительную функцию. В связи с наличием хитина полость тела не несет опорной функции.

5. Пищеварительная система членистоногих состоит из трех отделов — переднего, среднего и заднего кишечника. Передний и задний отделы кишечника эктодермального происхождения и изнутри выстланы кутикулой. В переднем отделе имеются специализированные участки (например, сосательная глотка, зоб и т.д.), приспособленные к питанию разнообразной пищей. Средний энтодермальный отдел кишечника богат пищеварительными железами.

6. Кровеносная система членистоногих незамкнутая. Гемолимфа — смесь крови с полостной жидкостью — заполняет полость тела и промежутки между органами, которые она омывает, и лишь частично течет по единственному оформленному органу кровообращения — спинному сосуду. Задняя часть спинного сосуда преобразована в многокамерное сердце с отверстиями в каждой камере, а передняя — в трубчатую аорту. Гемолимфа движется по спинному сосуду сзади наперед благодаря последовательной пульсации камер сердца. Кровь из аорты, достигая головы, вытекает в полость тела, затем движется спереди назад, обогащается кислородом в органах дыхания и снова поступает в сердце.

7. Дыхательная система разнообразна. У водных членистоногих она представлена жабрами, у наземных — легочными мешками и трахеями. Легочные мешки — тонкостенные листовидные выросты стенки тела, вдающиеся в полость мешка, которая сообщается с наружной средой дыхательной щелью. Обмен газами между тканями и трахеей осуществляется практически без участия гемолимфы, которая утрачи-

вает дыхательную функцию. Кислород по трахеям доставляется прямо к клеткам различных тканей. Это принципиально отличает трахейное дыхание от легочного и жаберного.

8. Органами выделения служат видоизмененные метанефридии, а также мальпигиевы сосуды. Они представляют собой трубчатые выпячивания кишки, замкнутые на концах и погруженные в полостную жидкость.

9. Нервная система сходна по строению с таковой кольчатых червей. Органы чувств разнообразны (зрение, слух, равновесие, обоняние, осязание, химическое чувство) и достигают высокого уровня развития. Хорошо развита гормональная система, регулирующая процессы роста, метаморфоза, линьки.

10. Членистоногие — раздельнополые животные с ярко выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее.

Тип Членистоногие подразделяется на четыре подтипа, куда входит ряд классов. Рассмотрим из них три наиболее важных, многочисленных и разнообразных.

Класс Ракообразные — это типично водные членистоногие, составляющие важную часть гидрофауны морей и различных пресных водоемов. Ведут они ползающий, плавающий, реже прикрепленный образ жизни, имеются паразитические и как исключение наземные формы (*мокрица*). При значительном разнообразии внешней формы и строения конечностей внутренняя организация ракообразных довольно однотипна.

Отличительной особенностью класса является дыхание с помощью жабр. У мелких ракообразных они отсутствуют и дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Число сегментов колеблется от 10 до 50. Благодаря общности строения они объединены в три отдела — голову, грудь и брюшко. Нередко происходит слияние головного и грудного отделов с образованием головогруди. Кроме того, отличительной чертой строения ракообразных является наличие на головном отделе двух пар усиков, выполняющих осязательную и обонятельную функции. Помимо них на голове расположены простые и сложные глаза, а также три пары ротовых конечностей: пара верхних и две пары нижних челюстей, которые служат для захватывания пищи. Грудные конечности разнообразны по строению и выполняют функции удержания и перемещения пищи ко рту, движения, дыхания (с помощью жаберных придатков).

Брюшные конечности служат для плавания, используются как совокупительный орган или для прикрепления развивающихся яиц.

Линяют ракообразные всех возрастных групп, но молодь чаще, чем взрослые. Линька регулируется специальными гормонами.

Речной рак — характерный представитель класса Ракообразные. Живет в пресных слабопроточных водоемах. Активен в сумеречное и ночное время. Раки всеядны: поедают растительную пищу, живую и мертвую добычу. Достигая значительных размеров (15 см и более) и обладая хорошими вкусовыми качествами, рак является ценным промысловым объектом.

Тело речного рака состоит из 18 сегментов, объединенных в головогрудь и брюшко (рис. 85) покрытие толстым слоем хитиновой кутикулы, укрепленной отложениями солей углекислой извести.

Каждый из отделов тела несет различное число сегментов (рис. 86).

В конце зимы самки откладывают оплодотворенные яйца на брюшные конечности. В начале лета из яиц выводятся рачата, которые еще долго находятся под защитой самки, прячась на ее брюшке с нижней стороны. Молодые раки интенсивно растут и несколько раз в году линяют, взрослые — лишь раз в году. Сразу после линьки у рака мягкий хитин. Спустя некоторое время он пропитывается солями извести, затвердевает и рост рака прекращается до следующей линьки.

Ракообразные имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. Бесчисленное множество микроскопических ракообразных, населяющих морские и пресные воды, служит пищей для многих видов рыб, китообразных и других животных. *Дафнии, циклопы, диаптомусы, бокоплавы* — прекрасный корм для пресноводных рыб и их личинок. Многие мелкие ракообразные питаются фильтрационный способом, т.е. процеживают грудными конечностями пищевую взвесь. Благодаря их пищевой деятельности осветляется природная вода и улучшается ее качество.

Многие ракообразные являются крупными промысловыми видами, например *омары, крабы, лангусты, креветки, речные раки.* Морские ракообразные средних размеров используются человеком для приготовления питательной белковой пасты.

Есть ракообразные, ведущие паразитический образ жизни. Такова *карповая вошь* — кожный паразит карповых рыб. Многие жаброногие раки, например щитень, при их массовом развитии наносят ощу-

тимый урон молоди рыб, выращиваемой в прудовых хозяйствах. Некоторые виды циклопов являются промежуточным хозяином ленточных червей (лентец широкий).

Лекция 15

К **классу Паукообразные** относятся сухопутные организмы, за исключением нескольких групп, вторично перешедших к жизни в воде. К ним принадлежат пауки, скорпионы, клещи и др. По способу питания — это хищники, паразиты (кровососы) и растительноядные животные.

Тело паукообразных чаще всего расчленено на головогрудь, несущую конечности, и безногое брюшко (рис.87). Однако в пределах класса степень расчленения тела различна: некоторые сегменты головогруди могут быть свободными (*сольпуги*), но чаще они слиты (скорпионы), брюшко также либо расчлененное (*скорпионы*), либо слитное (*пауки, клещи*). Усики не развиты. На головогруди расположено шесть пар конечностей, из них две пары — ротовые конечности, чаще всего участвуют в захвате и измельчении пищи. Первая пара — хелицеры — имеет вид клешней (скорпионы, сенокосцы), крючков (пауки) или режущих стилетов (клещи). Вторая пара — членистые ногощупики. Остальные четыре пары — типичные ходильные конечности с коготками на конце. На брюшке конечности отсутствуют. Гомологами брюшных ног являются паутинные бородавки, легочные мешки и др. Паутинные бородавки находятся над анальным отверстием в виде трех пар бугорков, пронизанных многочисленными трубчатыми протоками, отходящими от различных типов паутинных желез.

Кожный покров — хитиновая кутикула, выделяемая лежащим под ней эпителием. Кутикула трехслойная, с поверхности пропитана липидами и хорошо защищает тело от испарения воды. К числу кожных эпителиальных образований относятся ядовитые и паутинные железы.

Паукообразные — преимущественно хищные животные. Большинству из них свойственно внекишечное пищеварение. С помощью секрета ядовитой железы они убивают добычу, а затем в тело жертвы вводят секреты "слюнных" желез и печени, которые быстро расщепляют ее белки. Полужидкую пищу паукообразные всасывают с помощью мощной мускулистой глотки, действующей как насос. Желудок имеет боковые выросты, которые увеличивают его вместимость и вса-

сывающую поверхность. На границе среднего и заднего отделов кишечника располагаются выросты в полость тела — мальпигиевы сосуды, выполняющие функцию органов выделения.

Нервная система построена по общему для членистоногих типу с той лишь разницей, что в прямой зависимости от степени слияния отделов тела и сегментов находится и степень концентрации нервных элементов. Паукообразные богаты органами чувств. Кроме простых глаз они обладают высокочувствительными органами обоняния, вкуса, осязания, химического чувства и др.

Органы дыхания представлены легочными мешками и трахеями. У одних паукообразных для дыхания служат легочные мешки (скорпионы), у других — трахеи (клещи и *сенокосцы*), у третьих - и то, и другое (пауки).

Кровеносная система типична для всех членистоногих. Все паукообразные раздельнополые. Оплодотворение внутреннее, развитие без метаморфоза, у клещей имеется личинка с тремя парами конечностей.

Наиболее значимы пауки, скорпионы, клещи. Отряд Пауки — самая многочисленная и широко распространенная группа паукообразных. Головогрудь и нерасчлененное на сегменты брюшко соединены между собой тонким стебельком (рис.87).

Все пауки — хищники, питающиеся свежей животной пищей, чаще всего насекомыми. Когтевидными хелицерами, на конце которых открывается проток ядовитых желез, они убивают добычу. Питаются разжиженной пищей.

Решающее значение в жизни пауков имеет паутина. Секрет паутинных желез застывает в воздухе в виде многочисленных паутинных нитей, которые паук с помощью гребенчатых коготков сплетает в прочную паутину. Из паутины пауки строят убежище и ловушку, из нее сплетают яйцевой кокон, в ней укрывают неокрепшую молодь, на паутинках молодые пауки расселяются.

Они широко заселили сушу и достигли небывалого расцвета. Роль пауков в природных биоценозах значительна. Будучи хищниками (нередко массовыми), они играют роль регуляторов численности насекомых. В то же время пауки сами служат пищей различным мелким млекопитающим, птицам, ящерицам, лягушкам и др.

Паук-крестовик — один из самых обычных видов. Самка крупная, размером до 2 — 2,5 см, самец — до 1 см. На спинной стороне

брюшка имеется крестообразный рисунок. Ловчие паутинные сети размещает возле строений человека, в лесах, садах.

Паук-серебрянка строит воздушный колокол под водой, где и выводит свое потомство. Многие виды пауков обладают сильнодействующим ядом. Так, укус каракурта опасен для человека, лошадей, крупного рогатого скота. Укус тарантула болезнен и может вызвать у человека лихорадочное состояние.

Самым крупным пауком является паук-птицеяд, достигающий в длину 15 см.

Кроме отряда Пауки известны: *отряд Скорпионы*. Яд скорпиона опасен и для мелких млекопитающих. Многие виды скорпионов живородящи. В фауне СНГ широко распространен крымский скорпион; *отряд Клещи*. Многие виды клещей — опасные паразиты животных и растений, в том числе, и сельскохозяйственных.

Клещи являются переносчиками возбудителей ряда заболеваний человека и сельскохозяйственных животных. *Иксодовые* (пастбищные) клещи переносят возбудителей сыпного тифа, клещевого энцефалита (воспаление мозговых оболочек), туляремии, чумы, бруцеллеза, пироплазмоза крупного рогатого скота и др. Среди них широко распространен *собачий клещ*, обитающий по всей Европе. Встречается на траве и кустах, откуда нападает на теплокровных животных. Напившиеся крови самки откладывают яйца в земле. Выведшиеся из них личинки питаются кровью мелких млекопитающих и птиц. После последней линьки и достижения взрослого состояния клещи нападают на более крупных млекопитающих. Таким образом, в течение жизни они сменяют трех хозяев.

К мерам борьбы с иксодовыми клещами относятся тщательный осмотр одежды и поверхности кожи, смазывание одежды и кожи отпугивающими препаратами, а также предохранительные прививки.

Класс Насекомые — самый многочисленный и богатый видами класс царства Животные (70 % всех видов), распространенный во всех средах. Это единственный класс беспозвоночных животных, приспособившийся к активному полету.

Тело насекомых разделено на голову, грудь и брюшко. На голове находятся пара членистых усиков, пара верхних и две пары нижних челюстей. Кроме того, они имеют пару сложных фасеточных глаз, а многие — и простые глазки. Строение ротового аппарата разнообразно и соответствует характеру питания. Исходным считается грызущий,

от которого в результате пищевой специализации произошли остальные типы: колюще-сосущий (у комаров, клопов, тлей и др.), сосущий (у чешуекрылых), лакающий (у пчел, шмелей), лижущий (у мух). Грызущим ротовым аппаратом обладают, в частности, насекомые отрядов Жестко- и Прямокрылые, а также личинки многих отрядов.

Кожные покровы насекомых устроены сходно с таковыми паукообразных. В коже расположены различные красящие вещества, обусловливающие окраску и рисунок насекомых. Окраска может быть покровительственной, предупреждающей. Присутствующие на поверхности хитиновой кутикулы многочисленные волоски выполняют функцию осязания. Покровы насекомых обильно снабжены различными железами — восковыми, пахучими, прядильными, ядовитыми и т.д. , выделения которых играют важную роль в их жизнедеятельности.

Как и у кольчатых червей и у других членистоногих, пищеварительная система состоит из трех отделов. Строение переднего отдела кишечника модифицируется в зависимости от пищевой специализации насекомых.

Кроме мальпигиевых сосудов (от 2 до 200) органом выделения является и жировое тело, основная функция которого — запасание питательных веществ, необходимых для развития яиц во время зимовки. Конечным продуктом белкового обмена насекомых является мочевая кислота, выделяемая в форме кристаллов, что связано с необходимостью сохранения воды в их теле.

Дыхание насекомых осуществляется исключительно с помощью сильно разветвленной системы трахей. Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Дыхальца снабжены специальными клапанами, регулирующими поступление в них воздуха, вентиляция которого происходит при помощи сокращений брюшка. Живущие в воде насекомые - водяные мухи и клопы - вынуждены периодически подниматься на поверхность воды для запасания воздуха. У водных личинок некоторых насекомых имеются наружные (личинки поденок, веснянок) или внутренние трахейные жабры (личинки некоторых видов стрекоз).

Кровеносная система насекомых в связи с особенностями строения органов дыхания развита слабо и не имеет принципиальных отличий от таковой других членистоногих (рис.88). Кровь бесцветная или

желтоватая, редко красная, что зависит от растворенного в ней гемоглобина (личинки комара-мотыля).

Нервная система, как и у других членистоногих, построена по типу окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки. Надглоточный ганглий достигает высокого уровня развития, особенно у общественных насекомых (*пчелы*, *муравьи*, *термиты*), преобразуясь в головной мозг с тремя отделами: передним, средним и задним.

Органы чувств насекомых хорошо развиты. Органы Зрения взрослого насекомого представлены фасеточными глазами, к которым иногда добавляются и простые глазки, расположенные на лбу и темени.

Некоторые насекомые обладают цветовым зрением (*бабочки, пчелы)*. Своеобразно устроены органы равновесия и слуха. Насекомые имеют острое обоняние, позволяющее им отыскивать пищу и половых партнеров. Органы осязания располагаются чаще всего на усиках, а органы вкуса — на ротовых конечностях.

Насекомые раздельнополые, большинство из них с хорошо выраженным половым диморфизмом. После выхода из яйца развитие организма насекомого происходит с неполным или полным превращением (метаморфозом). У насекомых с неполным превращением из яиц вылупляются личинки, похожие по внешнему виду на взрослое насекомое, но отличающееся от него меньшими размерами и недоразвитыми крыльями и половой системой. С каждой линькой они становятся все больше похожими на взрослую форму. Напротив, у насекомых с полным превращением развитие идет с последовательной сменой форм, совершенно непохожих одна на другую. Из яйца вылупляется червеобразная личинка (у бабочки она называется гусеницей), которая ползает; много ест, несколько раз линяет и с каждой линькой становится все крупнее. В результате последней личиночной линьки образуется куколка, которая не двигается и не питается. Куколки разных отрядов насекомых с полным превращением имеют различное строение, но общим для них является разрушение анатомических структур личинки и использование этого материала для построения органов взрослого насекомого. Регуляция всех стадий метаморфоза осуществляется при участии специфических гормонов насекомых.

Таким образом, насекомые при их разнообразии и огромной численности играют немаловажную роль в балансе природы и в жизни человека. Они являются опылителями растений, истребляют вредных

представителей этого класса и выполняют роль санитаров. Некоторых полезных насекомых — пчел, шелкопрядов — человек одомашнил. Вместе с тем велик и вред, наносимый насекомыми домашнему хозяйству и человеку. В зависимости от того, что является объектом их нападения, вредных насекомых делят на несколько групп: вредители поля, сада, огорода, амбарные вредители и переносчики болезней.

В целях защиты растений от насекомых-вредителей человек использует разные способы борьбы с ними. Широко применяется сбор насекомых с помощью ловчих канав, колец, бредней, насекомоуловителей (механический способ) и др. Кроме того, применяется и химический метод борьбы, при котором воздействуют на насекомых различными ядами. Но использование ядовитых веществ приводит к отравлению почвы, воды, уничтожению наряду с вредными и полезных насекомых. Поэтому в последнее время широкое применение находит биологический метод борьбы, при котором человек использует естественных врагов насекомых: насекомоядных птиц, насекомых-хищников (*жужелиц, божьих коровок* и др.). Искусственно разводят *наездника-трихограмму* для борьбы с *яблонной плодожоркой*.

Лекция 16

Тип Хордовые (Chordata)

К типу Хордовые относится около 43 тыс. современных видов, распространенных по всему земному шару: они заселяют моря, океаны, реки и озера, континенты и острова. Внешний облик хордовых разнообразен, так же как различны и их размеры: от мелких рыбок и лягушек в 2 — 3 см до гигантов — некоторых китов, достигающих 30 м длины и массы 150 т.

Несмотря на огромное разнообразие представителей типа Хордовые, для них характерны общие черты организации (рис.89).

1. У всех хордовых имеется осевой скелет, первоначально возникающий в виде спинной струны, или хорды, представляющий собой упругий гибкий стержень, расположенный вдоль тела животного. В течение всей жизни хорда сохраняется только у низших групп, у высших: хордовых она является эмбриональным органом; который у взрослых животных вытесняется сегментированным осевым скелетом — позвоночником.

2. Центральная нервная система имеет форму трубки и расположена над хордой. У позвоночных животных ее передний конец расширяется и преобразуется в головной мозг, остальная часть - в спинной мозг.

3. Передний отдел пищеварительной трубки — глотка — имеет жаберные щели, посредством которых ее полость сообщается с внешней средой. У наземных животных жаберные щели появляются в период зародышевого развития, а у первичноводных хордовых они сохраняются всю жизнь.

4. Пульсирующий отдел кровеносной системы — сердце — расположен на брюшной стороне тела под хордой и пищеварительной трубкой.

Тип Хордовые подразделяется на три подтипа и двенадцать классов. Рассмотрим главнейшие из них.

Подтип Бесчерепные. К нему относится 35 видов морских животных; у которых в течение всей жизни сохраняются наиболее характерные признаки хордовых. К подтипу принадлежит только один класс - *класс Головохордовые (Ланцетники),* который включает около 35 видов мелких морских животных, имеющих рыбообразную форму тела.

Ланцетник - полупрозрачное теплолюбивое животное длиной 4-8 см. Живет на песчаных участках дна на глубинах 10-30 м в Черном и Адриатическом морях, Индийском и Тихом океанах (рис.90). Тело удлиненное, сжатое с боков, заостренное с обоих концов. Головной отдел не обособлен, конечности отсутствуют, хорошо выражена сегментация тела. Вдоль всей спинной стороны ланцетника тянется низкий спинной плавник, переходящий в задней части тела в хвостовой плавник, который имеет форму ланцета (отсюда название). Большую часть жизни они проводят, зарывшись в песок задним концом тела.

Ланцетники совмещают в себе признаки типично хордового животного и ряд черт строения, свойственных беспозвоночным животным, в частности кольчатым червям.

Особенности эмбрионального развития и строения ланцетника исследовал русский зоолог я эволюционист А.О. Ковалевский, установивший близость личиночной организации к древнейшему предку позвоночных.

Подтип личиночно-хордовые (Urochordata),

или оболочники (Tunicata)

Общая характеристика. Подтип содержит 3 класса: асцидии (Ascidiae), сальпы (Salpae), аппендикулярии (appendiculariae).

Сравнительно многочисленная (около 1500 видов) группа исключительно морских животных, резко отличных от других хордовых тем, что во взрослом состоянии у подавляющего большинства видов отсутствуют хорда и нервная трубка. В личиночном возрасте, наоборот, все основные признаки типа выражены у оболочников вполне отчетливо.

Многие виды оболочников ведут прикрепленный образ жизни, обитая одиночно или колониально; есть и свободноплавающие виды, населяющие пелагические части тропических и субтропических морей. Вертикальное распространение велико : от поверхностных слоев воды до глубины более 5 тыс.м. В пределах России отсутствуют в Каспийском и Азовском морях. Всего у нас обитает около 150 видов.

Форма тела обычно мешковидная или бочонкообразная. Снаружи тело одето, у большинства видов толстой, оболочкой - *туникой,* имеющей студенистую консистенцию. Туника возникла, видимо в связи с переходом к сидячему или малоподвижному образу жизни и имеет защитное значение. Приспособлением оболочников к таким условиям существования является, вероятно, и способность размножаться не только половым, но и бесполым путем – почкованием. Оболочники – гермафродиты.

Более подробное описание организации оболочников приводится на примере одиночной асцидии, так как расшифровка ее онтогенеза интересна с позиций изучения возможных филогенетических связей хордовых.

Клас асцидии (Ascidiae) К этому классу принадлежит большинство оболочников, представленных чаще всего сидячими формами, как одиносными, так и колониальными. Колониальные формы иногда ведут свободноплавающий образ жизни.

Взрослая одиночная асцидия внешне похожа на двугорлую банку. Основанием своего тела (так называемой подошвой) она прикреплена к выступам дна. На верхней части тела расположен трубкообразный вырост с отверстием, ведущим в огромную мешковидную глотку (рис.91). Это ротовый сифон. Глотка пронизана большим числом мелких отверстий – жаберных щелей, или стигм, через которые циркули-

рует вода. На дне глотки находится отверстие , ведущее в короткий пищевод. Пищевод переходит в мешковидный желудок. Короткая кишка открывается в атриальную полость, которая сообщается с наружной средой через отверстие – атриопор, распологающееся на клоакальном сифоне.

Питание пассивное. Как и у ланцетников, есть эндостиль. Пищевые частицы, попавшие с водой в глотку, осаждаются на нем.

Эндостиль начинается на дне глотки и по ее брюшной стороне поднимается вверх к ротовому отверстию. Здесь он раздваивается, образуя окологлоточное кольцо, и переходит в тянущийся по спинной стороне глотки спинной вырост, или спинную бороздку. Пищевые комочки перегоняются реснитчатыми клетками эндостиля вверх к окологлоточному кольцу, откуда они по спинному выросту спускаются к пищеводу. Есть желудок, короткая кишка открывается в атриальную полость вблизи клоакального сифона.

Кровеносная система незамкнутая, лакунарная.

Нервная система состоит из лишенного внутренней полости ганглия, расположенного между ротовым и клоакальным сифонами. Органов чувств нет.

Репродуктивная система. Асцидии гермафродиты: в теле одной особи есть и яичник, и семенник. При бесполом размножении на брюшной стороне тела материнской особи появляется колбовидное выпячивание – почкородный столон. Почка вскоре обособляется и превращается в сидячую форму: у колониальных асцидий почка остается на столоне и сама начинает размножаться почкованием. В почках формируются все органы материнской формы.

Филогения оболочников во многом еще неясна. Основываясь на классических работах.А.О.Ковалевского о развитии асцидий и на филогенетических исследованиях А.Н.Северцова (1866-1936), можно предполагать, что оболочники и прочие хордовые имели, вероятно, общих предков. Предки оболочников были свободноплавающими животными, передвигающимися в воде при помощи длинного хвостового плавника. Они имели развитую нервную трубку с расширенным мозговым пузырем на переднем конце, органы чувств в виде слухового пузырька и пигментированного глазка, хорошо развитую хорду. Позднее большинство видов перешло к сидячему образу жизни и строение их тела значительно упростилось (нервная система, органы чувств, хорда, мускулатура). Наоборот, прогрессивно развились приспособле-

ния, обусловленные сидячим образом жизни: толстая туника - надежная защита для внутренних органов, сложный жаберный аппарат, эндостиль, размножение не только половым путем, но и (у большинства) почкованием.

Таким образом, с изменением условий и образа жизни изменилась и общая организация оболочников. Онтогенез асцидий наглядно указывает на взаимосвязь условий жизни и строения их личинок на разных стадиях развития.

Подтип Позвоночные, или Черепные. К позвоночным животным относятся высокоорганизованные подвижные хордовые, характеризующиеся активными способами добывания пищи. Хорда у большинства видов замещается позвоночником, развивается череп, вооруженный челюстями (за исключением круглоротых), обеспечивающими захват и удержание пищи. Появляются парные конечности и их пояса, позволяющие перемещаться в широких, иногда огромных пределах, активно разыскивая пищу и спасаясь от преследования врагов. Активные перемещения позвоночных имеют ярко выраженный приспособительный характер. Они дают возможность смены мест обитания в зависимости от изменения условий существования и в связи с теми требованиями к среде, которые они предъявляют на разных этапах их жизненного цикла: при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т.д. Высокий уровень их активности обеспечивается особенностями морфологической и физиологической организации основных систем органов.

Характерные черты строения и поведения позвоночных, несмотря на небольшое по сравнению с беспозвоночными разнообразие видов, определяют их положение в природных экосистемах. Не менее велика их роль в хозяйственной деятельности человека как поставщиков мяса, жира, кожи, пушных и других ценных продуктов и технического сырья. Есть среди них и немало вредителей сельскохозяйственных культур, а также переносчиков опасных заболеваний человека и домашних животных.

Надкласс рыбы (Pigces) самый большой по числу видов (20—22 тыс.). Это наиболее древние первично-водные животные, заселившие моря, солоноватые и пресные воды. Вся организация рыб несет на себе отпечаток приспособления к жизни в плотной водной среде. Отличительными чертами их строения являются дыхание при

помощи жабр, наличие подвижных челюстей и плавников, одного круга кровообращения, специфических органов боковой линии, обтекаемой формы тела, у большинства рыб покрытого чешуей. Отделы на теле рыб — голова, туловище, хвост — плавно переходят друг в друга, обеспечивая обтекаемость.

У большинства рыб имеется тонкостенный вырост кишечника, заполненный смесью газов, — плавательный пузырь. Он выполняет гидростатическую функцию, т.е. уравнивает плотность рыбы с плотностью воды, что позволяет рыбе без мышечных усилий держаться на любой глубине. Газовая смесь, которой наполнен пузырь, выделяется из состава крови через мелкие капилляры, ветвящиеся в стенках пузыря (рис. 93).

Рыбы - животные с непостоянной температурой тела. Скорость процессов жизнедеятельности у них зависит от температуры воды.

Возвращение мигрирующих лососевых в водные реки связывают с вкусовым узнаванием.

Орган слуха и равновесия представлен только внутренним ухом, или расположенным по бокам задней части черепа. Внутреннее ухо включает круглый и овальный мешочки и соединенные с последним три полукружных канала, лежащие в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Полукружные каналы выполняют функцию органа равновесия, а круглый и отчасти овальный мешочки — органа слуха. Скорость распространения звука в воде в 4 раза выше, чем в воздухе. Поэтому просто устроенный орган слуха рыб позволяет им через кости черепа чутко воспринимать звуковые волны. Рыбы способны издавать звуки зубами, жаберными крышками, плавниками, плавательным пузырем. Посредством звуковой сигнализации рыбы выражают эмоциональное состояние — угрозу; предупреждение, призыв, сигнал тревоги и др.

Особую роль в жизни рыб играет орган боковой линии (рис. 94).

Большинство рыб раздельнополые, однако есть и гермафродитные виды. Парные половые железы — яичники и семенники - имеют выводящие протоки. Оплодотворение у большинства рыб наружное, в воде.

У некоторых видов рыб (гуппи, меченосцы) наблюдается живорождение. Оплодотворенные яйца у них развиваются в яичнике самки, и мальки питаются его разрушенной тканью.

Класс Хрящевые представлен группой немногочисленных морских видов рыб, имеющих хрящевой скелет в течение всей жизни. Кожа покрыта плакоидными чешуями с коническим зубчатым выступом, благодаря которому кожа хрящевых рыб шероховатая. Жаберных крышек у хрящевых рыб никогда не бывает, по бокам головы наружу открывается 5-7 жаберных щелей. Плавательный пузырь отсутствует поэтому, чтобы не утонуть, рыбы активно плавают.

К хрящевым рыбам принадлежат два отряда: *Акулы и Скаты*. Акулы в основном активные пловцы с торпедообразной формой тела. Большинство из них хищники, находящие добычу с помощью обоняния, а также восприятия вибраций воды через органы боковой линии. Челюсти вооружены острыми зубами. Самые крупные виды питаются, отцеживая планктон. Для ускорения процессов пищеварения в кишечнике имеется спиральный вырост слизистой оболочки, увеличивающий ее поверхность.

Скаты имеют уплощенное в спинно-брюшном направлении тело с сильно увеличенными грудными плавниками. Жаберные щели расположены с брюшной стороны. Зубы в виде невысоких призм, собранных в "терку". Питаются рыбой и донными животными. Мясо акул и скатов съедобно.

К классу Костные относится самая многочисленная группа позвоночных животных (свыше 19 тыс. видов). Чешуя костная, разнообразная по форме, но не плакоидная, черепицеобразно налегающая друг на друга. Внутренний скелет костный или хрящевой, но в последнем случае укреплен накладными покровными костями. Жаберная щель прикрыта с боков жаберной крышкой. Имеется плавательный пузырь. Оплодотворение в основном наружное. В классе более 40 отрядов.

К *отряду Осетрообразные* принадлежат *белуга, осетры, севрюга, стерлядь* и другие древние костные рыбы. Как и у хрящевых рыб, у них имеются рыло, рот в виде поперечной щели на брюшной стороне тела, горизонтальные парные плавники, хвост с увеличенной верхней и меньшей нижней лопастями. Основу осевого скелета составляет упругая хорда, позвоночник отсутствует. Череп снаружи покрыт плоскими костями, а на туловище и хвосте расположены пять рядов костных ромбических пластинок. Живут только в Северном полушарии, относятся к проходным и озерно-речным рыбам. Питаются

донными беспозвоночными и рыбой. Это ценные промысловые рыбы, дающие высококачественное мясо и черную икру.

Отряд Сельдеобразные включает морских стайных планктоноядных рыб. Большинство из них обитает вблизи берегов. Откладывают многочисленную липкую икру на грунт или водоросли. Отряд богат промысловыми рыбами: атлантическая, тихоокеаническая сельдь, балтийская (салака), кильки, сардины, анчоусы.

Отряд Лососеобразные представлен проходными и пресноводными рыбами, откладывающими икру на дне пресных водоемов Северного полушария. Отличительной внешней чертой строения лососевых является наличие жирового плавника (без костных лучей). Они откладывают не очень большое число крупных красных икринок. Лососевые - ценные промысловые виды (кета, горбуша, кумжа, семга, форель, голец, ряпушка), дающие высококачественное мясо и красную икру.

Отряд Карпообразные объединяет пресноводных рыб, у которых нет челюстных зубов. Пища измельчается глоточными зубами. К ним принадлежат промысловые виды - плотва, лещ, линь, сазан, язь и др. В прудовых хозяйствах нашей республики разводят карпов (домашняя форма сазана), серебристого карася, линей, белого и пестрого толстолобиков, белых амуров и др.

Отряд Двоякодышащие относится к древнейшим рыбам, приспособившимся к жизни в условиях пересыхающих водоемов Африки, Австралии и Южной Америки. Помимо жабр дышат одним или двумя легкими — полыми выростами брюшной стенки пищевода. Воздух к легким поступает через сквозные ноздри. Намечается образование второго предсердия и легочного круга кровообращения. Хорда сохраняется в течение всей жизни. Представители этого отряда — австралийский рогозуб, американский чешуйчатник, протоптерус.

Отряд Кистеперые также является древней и почти целиком вымершей группой. Расцвета кистеперые достигли в девоне и карбоне. В настоящее время известен только один вид - *латимерия*, обитающий в глубинах Индийского океана. Длина рыбы до 1,5 м. У нее своеобразно устроены парные плавники. В основании их расположена широкая мясистая лопасть, внутри которой находится скелет плавника, напоминающий скелет конечности наземных позвоночных. Кистеперые представляют собой ветвь рыб, от которой произошли земноводные.

Рыбы и рыбопродукты играют важную роль в жизни человека. Ежегодный мировой улов составляет около 60 млн. т. В мировом балансе животных белков значение пищевой продукции, вырабатываемой из объектов рыбного промысла, близко к 22 % и уступает только мясным (43 %) и молочным (35 %) продуктам. Основная часть уловов (около 90 %) приходится на зоны мелководья (шельфы с глубинами до 200 мл). Их площадь составляет только 8 % всей площади мирового океана. Шельфовая зона вместе с площадью прилегающих вод обеспечивает 90 % мирового улова рыбы.

Ведущее значение в мировой добыче рыб принадлежит сельдевым (22 %), тресковым (17 %), скумбриевым (6,4 %), анчоусовым (6,1 %), а также ставридовым (6,0 %). В последние годы рост улова рыбы прекратился. Это результат истощения запасов многих видов рыб из-за переловов, отравления солями тяжелых металлов, уничтожения и загрязнения нерестилищи др. Наступает время постепенного перехода к управляемому человеком морскому рыбному хозяйству с тем, чтобы от современного рыболовства-охоты перейти к выращиванию промысловых объектов. Роль разводимых и культивируемых рыб с каждым годом будет возрастать.

Наибольшие успехи в разведении пресноводных рыб достигнуты в прудовых хозяйствах, которые имеют многовековую историю развития.

Класс Земноводные или Амфибии (Amphibia) - первые примитивные наземные позвоночные, еще сохраняющие связь с водной средой. Черты их строения сформированы под влиянием смены среды в их индивидуальном развитии. С водной средой прежде всего связано размножение и развитие рыбообразной личинки. Кроме того, земноводные имеют обтекаемую форму тела, плавательные перепонки между пальцами задних конечностей, голую, богатую железами кожу. Как наземные позвоночные, земноводные характеризуются конечностями пятипалого типа с шарообразными суставами, черепом, сочлененным с позвоночником подвижно двумя мыщелками, дифференцировкой позвоночника на отделы. Появились легкие и два круга кровообращения, однако они разобщены не полностью: в сердце два предсердия, но один желудочек. Изменения произошли и в строении органов чувств: кроме внутреннего появилось среднее ухо, приспособленное к улавливанию звуковых волн в воздушной среде и др. Однако приспособления к наземному существованию далеки от совершенства. По-

этому они живут в условиях относительно влажной атмосферы, обеспечивающих возможность кожного дыхания и сохранения влаги в теле. Их распространение ограничивает низкая температура, которая для них губительна.

Скелет земноводных, как и у всех позвоночных, состоит из черепа, позвоночника, скелета конечностей и их поясов. Череп почти сплошь хрящевой (рис.95).

Земноводные раздельнополые. Половые железы парные. Парные яйцеводы впадают в клоаку, а семявыносящие каналы — в мочеточники. Лягушки размножаются весной на третьем году жизни. Оплодотворение происходит в воде. Через 7-15 дней в оплодотворенных икринках развиваются рыбообразные личинки — головастики. Головастик - типично водное животное: дышит жабрами, имеет двухкамерное сердце, один круг кровообращения и орган боковой линии, плавает при помощи хвоста, окаймленного перепонкой. В ходе метаморфоза личиночные органы замещаются органами взрослого животного.

Современные земноводные — самый малочисленный класс позвоночных (2,1 тыс. видов). В нашей стране обитают представители двух отрядов: Бесхвостые и Хвостатые,

Отряд Бесхвостые — наиболее многочисленный (около 1800 видов) и широко распространенный (кроме Австралии и Антарктиды). К нему принадлежат *лягушки, жабы, квакши*. Озерная, прудовая, травяная, остромордая лягушки характерны для нашей республики. В отличие от лягушек жабы меньше зависят от воды. Кожа у жаб более сухая и частично ороговевшая. Задние конечности значительно короче, чем у лягушек. Охотятся они ночью. Наиболее распространены *обыкновенная и зеленая жабы*.

Отряд Хвостатые объединяет 280 ныне живущих видов. Они имеют удлиненное тело с хорошо развитым хвостовым отделом. Широко известны *обыкновенный и гребенчатый тритоны*, населяющие летом небольшие стоячие водоемы. В них происходит размножение и развитие личинок.

В конце лета тритоны покидают водоемы и держатся под лежащими деревьями, камнями, в трещинах земли. Зимуют на суше в кучках листьев, под пнями. Известна пятнистая саламандра, обитающая в лесах Кавказа. Она крупнее тритонов, еще меньше зависит от воды. Оплодотворение внутреннее. Размножается живорождением. Практи-

ческое значение земноводных невелико, хотя в общем они полезны для человека. Лягушки и особенно жабы уничтожают вредных членистоногих, моллюсков (слизней). Тритоны поедают личинок комаров, в том числе и малярийного. Лягушки служат пищей многим птицам и млекопитающим. Наконец, в некоторых странах мясо лягушек и крупных саламандр употребляют в пищу.

Лягушки используются для проведения исследований по биологии и медицине.

Однако земноводные в некоторых случаях могут приносить вред. Так, они уничтожают мальков рыб в прудовых хозяйствах и на нерестилищах в естественных водоемах.

Происхождение земноводные ведут от древних пресноводных кистеперых рыб девонского периода палеозойской эры. От первых примитивных земноводных — стегоцефалов — обособились три ветви. Одна из них дала современных земноводных — хвостатых и безногих, другая — бесхвостых. От третьей ветви стегоцефалов образовались примитивные пресмыкающиеся.

Таким образом, несмотря на различия в строении, рыбы и земноводные имеют общие признаки, которые объединяют их в группу низших позвоночных. Самый существенный из них — это первичноводные животные, т.е. их предки были чисто водными. Зависимость от воды или влажного воздуха прослеживалась в организации внешнего и внутреннего строения, а также при размножении рыб и земноводных, когда они перебираются в водоемы и откладывают бедные желтком яйца, которые оплодотворяются в воде.

И напротив, классы пресмыкающихся, птиц и млекопитающих объединены в группу высших позвоночных животных, вся организация которых приспособлена к наземному образу жизни. Следовательно, группа высших позвоночных животных принадлежит к первичноназемным позвоночным, т.е. таким, ближайшие предки которых жили на суше.

Несмотря на наличие в каждом классе высших позвоночных животных специфических особенностей строения в связи с жизнью на суше, они имеют следующие приспособления, позволяющие им окончательно порвать с водной средой и расселиться по всей суше: 1) яйца богаты желтком и защищены плотными оболочками; 2) развитие зародыша в яйце происходит в полости, ограниченной зародышевыми оболочками и заполненной жидкостью, которая предохраняет его от

высыхания и механических повреждений; 3) поверхностный слой эпидермиса кожи ороговевает; 4) осевой скелет полностью костный с большой дифференцировкой отделов тела; 5) в кровеносной системе произошло разделение венозного и артериального потоков крови; 6) туловищные почки вытеснялись тазовыми, которые усилили функцию сберегания воды; 7) в головном мозге развилась кора больших полушарий с функциями высшей нервной деятельности.

Лекция 17

Рептилии, или Пресмыкающиеся (Reptilia) — первый настоящий наземный класс позвоночных животных. 1) Все их тело покрыто роговыми чешуями, или щитками, препятствующими потере влаги. 2) Кожных желез в связи с этим почти нет. 3) Череп в отличие от черепа земноводных состоит сплошь из костей. 4) В позвоночнике сформировался хорошо выраженный шейный отдел с особым строением первых двух позвонков, обеспечивающих подвижность головы. 5) Вместо туловищного отдела земноводных у пресмыкающихся формируется пояснично-грудной с подвижными ребрами, сросшимися с грудиной. Таким образом, в отличие от земноводных у пресмыкающихся пояс передних конечностей соединен с осевым скелетом. 6) Строение конечностей типично для наземных позвоночных. 7) Мышечная система дифференцирована значительно сильнее, чем у земноводных. 8) Появились межреберные мышцы, играющие важную роль при дыхании, а также подкожная мускулатура, прикрепляющаяся к кожным чешуям (рис. 96).

9). В органах дыхания сформировались дыхательные, пути - трахеи и бронхи, которые увлажняет поступающий в легкие воздух. Акт дыхания совершается путем изменения объема грудной клетки, что достигается движением ребер.

10). На дне желудочка трехкамерного сердца пресмыкающихся появилась неполная продольная перегородка, что служит прогрессивным шагом на пути разделения сердца на венозную (правую) и артериальную (левую) половины. Однако полного разделения венозной и артериальной крови у пресмыкающихся не происходит и к органам туловищного отдела поступает смешанная кровь. Интенсивность жизненных процессов зависит от температуры окружающей среды.

11). Для пресмыкающихся, как и для всех других классов высших позвоночных животных, характерны внутреннее оплодотворение и откладывание крупных яиц, богатых желтком.

Таким образом, благодаря ряду приобретенных прогрессивных черт строения пресмыкающиеся имеют более высокий уровень жизнедеятельности, позволивший им широко распространяться на суше и занять в мезозойской эре господствующее положение во всех средах обитания. Однако зависимость обменных процессов от температуры окружающей среды характеризует их в группе высших позвоночных как наименее организованных.

12). Размножаются они путем откладки яиц, или яйцеживорождения. Яйца относительно крупные, покрытые рядом защитных оболочек, богатые питательными веществами, что обеспечивает прямое развитие эмбриона без промежуточных стадий. При эмбриональном развитии образуются зародышевые оболочки, которые окружают зародыш и дают возможность для его развития в наземной среде.

Современные пресмыкающиеся представляют собой лишь небольшие остатки богатого и разнообразного мира животных, населявших в мезозойскую эру не только всю сушу, до и все моря земного шара. В настоящее время к классу Пресмыкающимся принадлежит около 6,3 тыс. видов, объединенных в несколько отрядов, среди которых наиболее многочисленными являются Чешуйчатые, Крокодилы н Черепахи.

Отряд Чешуйчатые — самая многочисленная группа пресмыкающихся (примерно 6,1 тыс. видов). Для них характерно наличие в покровах роговых чешуй.

Ящерицы имеют вытянутое тело с хорошо развитыми конечностями и длинным хвостом. Глаза защищены подвижными веками. Имеется среднее ухо, полость которого снаружи затянута барабанной перепонкой. В средней полосе СНГ обычна ящерица прыткая, севернее распространена ящерица живородящая, а в южных районах обитают гекконы, агамы и самая крупная ящерица — серый варан (до 2 м длиной). Варан благодаря хорошо развитым конечностям быстро бегает, держа тело высоко поднятым над землей.

Распространены в Африке, Южной Азии, Малайском архипелаге и в Австралии, а также в песчаных пустынях Туркменистана и Узбекистана.

Змеи (общее число видов змей примерно 2300 — 2500) — это безногие чешуйчатые с длинным цилиндрическим телом, с помощью волнообразных изгибов которого они передвигаются. Подвижных век не имеют. Добычу заглатывают целиком благодаря широко растяжимому рту (нижние челюсти подвешены на растяжимых связках). Зубы острые, направлены назад. При нападении на жертву у ядовитых змей зубы выдвигаются вперед из ротовой полости. С их помощью ядовитые змеи вводят в тело добычи секрет ядовитых желез. Замкнутой грудной клетки нет. Ребра исключительно подвижны. Среднее ухо упрощено, барабанной перепонки нет. Распространены во всех частях света, но численно преобладают в жарких странах. Широко известны неядовитые змеи — ужи, удавы и ядовитые - гюрза, кобра, гадюка, гремучая змея, песчаная эфа и др. Яд змей используется для приготовления лекарственных препаратов.

Отряд Крокодилы (насчитывает 25 видов) представлен крупными (длиной до 6 м), наиболее высокоорганизованными пресмыкающимися, приспособленными к полуводному образу жизни. Имеют ящерообразное слегка уплощенное тело, покрытое роговыми щитками, со сжатым с боков хвостом и плавательными перепонками между пальцами задних ног. Зубы расположены только на костях челюстей и сидят в ячейках (как у млекопитающих). Легкие имеют сложноячеистое строение и вмещают большой запас воздуха. В сердце произошло разделение левого и правого желудочков, т.е. сердце четырехкамерное. Однако артериальная и венозная кровь частично смешиваются, так как сохраняются левая и правая дуги аорты, в которых течет венозная или артериальная кровь. Размножаются откладкой яиц (10—100 штук), покрытых известковой скорлупой. Становятся половозрелыми к 8-10 годам, живут до 80-100 лет. Известны нильский крокодил (Африка), аллигатор (Китай. Америка), кайман (Америка), гавиал (Индостан, Бирма). В некоторых странах мясо крокодилов используется в пищу, кожа является ценным сырьем для изготовления различных галантерейных изделий. В связи с интенсивным промыслом численность крокодилов резко сократилась. Созданы хозяйства по их разведению (США, Куба).

Отряд Черепахи насчитывает 200 видов. Он объединяет пресмыкающихся, имеющих компактное тело, заключенное в прочный костный панцирь, в который могут втягиваться шея, голова, конечности и хвост. Сверху костный панцирь покрыт роговыми пластинками

или мягкой кожей. Челюсти лишены зубов и имеют острые роговые края. Позвонки кроме шейного и хвостового отделов сращены со спинной частью панциря, так же как и ребра. Механизм дыхания связан с движением шеи и плеч, которые, выдвигаясь из-под панциря, растягивают легкие. Интенсивность обмена низкая. Способны к длительному голоданию. Живут во влажных тропиках и в жарких пустынях. В умеренной полосе черепах мало. Известны небольшая сухопутная черепаха степная, питающаяся растениями, и болотная черепаха, живущая в слабо проточных водоёмах и питающаяся разнообразными мелкими водными и наземными животными. Во многих странах мясо и яйца черепах употребляют в пищу. Роговые пластины некоторых видов черепах используются для изготовления различных поделок.

Пресмыкающиеся известны уже с конца каменноугольного периода палеозойской эры. Своего расцвета достигли в мезозойскую эру, к концу которой они были вытеснены птицами и млекопитающими. Предки современных пресмыкающихся были примитивные девонские земноводные — стегоцефалы, давшие начало котилозаврам — древним пресмыкающимся.

Расцвету древних пресмыкающихся в мезозойскую эру способствовали теплый и ровный климат, обилие пищи как на суше, так и в воде, они заселили наземную среду, где господствовали гигантские динозавры, как растительноядные животные, так и хищники. В водной среде господствовали рыбообразные ящеры — ихтиозавры (8-12 м), Своеобразную группу составляли летучие ящеры-птерозавры, которые могли летать с помощью большой кожистой перепонки, натянутой между передними и задними конечностями.

Вымирание древних пресмыкающихся связывают с похолоданием климата в конце мезозоя и неспособностью их поддерживать постоянную температуру тела. Наступившее снижение процессов жизнедеятельности пресмыкающихся привело к ослаблению их конкурентной борьбы с появившимися и быстро прогрессирующими млекопитающими.

Лекция 18

Класс Птицы (Aves) представляет собой прогрессивную ветвь пресмыкающихся, приспособленных к полету. Известно свыше 8,6 тыс. современных видов птиц. В СНГ встречаются около 750 видов из

18 отрядов. Благодаря большой численности и широкому распространению птицы играют исключительно важную и многообразную роль в природе и хозяйственной деятельности человека.

Птицы имеют много общих черт строения с пресмыкающимися. Таковы тонкая, почти лишенная желез кожа, покрытая роговыми (перьевыми) образованиями, наличие клоаки, размножение с помощью кладки яиц, периодическая линька и др. Однако они имеют *ряд* особенностей строения, которые обусловливают более высокий уровень организации по сравнению с пресмыкающимися. Основными из них являются: 1) более совершенное развитие центральной нервной системы и органов чувств (зрение, слух, координация движений), обусловливающие сложное приспособительное поведение птиц; 2) относительно постоянная и высокая (41-42 °С) температура тела, которая повышает уровень жизнедеятельности организма и снижает их зависимость от температуры окружающей среды; 3) сложные инстинкты, связанные с размножением и заботой о потомстве, повышающие выживаемость молоди; 4) сложный комплекс приспособлений к полету в воздухе, открывший широкие возможности для расселения и добывания пищи.

Эволюция птиц протекала в тесной связи с приобретением ими способности к полету. Эта особенность отразилась на их внешней и внутренней организации, благодаря чему представители данного класса животного царства имеют относительно однообразное строение.

Туловище у птиц компактное, округлое, голова небольшая, шея длинная и чрезвычайно подвижная. Челюсти лишены зубов, вытянуты и образуют клюв, одетый роговым чехлом. Форма клюва сильно варьирует в связи с разнообразием пищевых объектов. Передние конечности превращены в летательный орган — крылья. Задние конечности имеют разнообразное строение, которое зависит от условий обитания и приемов добывания пищи. Нижняя часть ног и пальцы покрыты роговыми чешуями. Хвост короткий, снабженный веером рулевых перьев, причем у разных птиц неодинакового строения (рис.97).

Кожа птиц тонкая, сухая, лишена желез. Исключение составляет лишь копчиковая железа, расположенная под корнем хвоста. Она выделяет жиросодержащий секрет, которым птица смазывает перья при помощи клюва. Железа сильно развита у водоплавающих птиц. Кожа покрыта своеобразным роговым покровом, состоящим из перьев. У летающих птиц перья отмечены лишь на определенных участках ко-

жи, а у нелетающих — равномерно покрывают все тело. У подавляющего большинства птиц имеются контурные и пуховые перья. Контурное перо состоит из *стержня, очина и опахала*. Опахало образовано многочисленными, отходящими от стержня по обе стороны пластинами - бородками первого порядка, на которых расположены более тонкие, сцепленные друг с другом при помощи крючков бородки второго порядка. В результате этого сцепленное опахало представляет собой легкую упругую пластинку, которая в случае разрыва (например, ветром) легко восстанавливается. Контурные перья образуют летательные плоскости крыльев, хвоста, а также придают телу птицы обтекаемую поверхность. Пуховые перья имеют тонкий стержень и лишены бородок второго порядка, благодаря чему они не имеют цельных опахал. Пуховые перья расположены под контурными. Основная их функция - сохранение тепла тела птицы.

Скелет птиц (рис. 97) отличается прочностью и легкостью. Прочность обусловливается благодаря раннему срастанию рада костей, легкость — наличию в них воздушных полостей.

Размножение птиц характеризуется рядом прогрессивных особенностей: 1) оплодотворенные яйца, покрытые прочной скорлуповой оболочкой, птицы откладывают не просто в наружную среду, а в специальные сооружения — гнезда; 2) яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и не зависят от случайностей погоды, что характерно для развивающихся яиц рыб, земноводных и пресмыкающихся; 3) гнезда защищаются от врагов родителями; 4) птенцы не оставляются на произвол судьбы, а длительное время выкармливаются, охраняются и обучаются родителями, что способствует сохранению молодняка.

Оплодотворение внутреннее. В связи с откладкой крупных яиц, утяжеляющих птиц, у самок половая система непарная и состоит из левого яичника и левого яйцевода, открывающегося в клоаку. У птиц самые крупные в животном царстве яйцеклетки за счет большого количества желтка, содержащегося в них. Собственно яйцо (желток), проходя по яйцеводу, окружается сначала слоем белка, предохраняющим его от механических повреждений и служащим основным источником воды при развитии эмбриона, а затем одевается подскорлуповой и, наконец, известковой оболочками. Через многочисленные поры в известковой оболочке происходит газообмен зародыша с внешней средой.

Птицы имеют родственную связь с пресмыкающимися. Вероятно, обособление птиц от группы пресмыкающихся, которые были предками крокодилов, динозавров и летающих ящеров, произошло в конце триасового или начале юрского периода мезозойской эры (т.е. 170—190 млн. лет назад). Эволюция этой группы пресмыкающихся шла путем приспособления к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности служили для опоры тела, а передние специализировались для обхвата пальцами ветвей. В последующем развилась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи передней конечности удлинились, образовав зачатки плоскости крыла, что помогло перейти к планирующему полету.

Непосредственные предки птиц не обнаружены. Известны палеонтологические находки промежуточного между пресмыкающимися и птицами звена — археоптерикс.

Сезонные явления в жизни птиц выражены более ярко, чем у других классов, и носят совсем иной характер.

С наступлением весны птицы приступают к размножению, они разбиваются на пары, происходят брачные игры (токование), характер которых специфичен для каждого вида. Многие виды образуют пары на всю жизнь (крупные хищники, совы, цапли, аисты и др.). Другие образуют сезонные пары. Есть виды птиц, которые пар совсем не образуют, и вся забота о потомстве выпадает только на долю одного пола, чаще всего самки.

Гнезда птиц разнообразны, но каждый вид имеет более или менее определенную форму: дупла, норы, лепные и шаровидные гнезда и т.д. Некоторые виды птиц гнезд не строят (кайра, козодой,, чибис и др.).

Число откладываемых яиц по сравнению с земноводными и пресмыкающимися значительно меньше и находится в прямой зависимости от сложности и совершенства всего процесса размножения птиц. Число яиц в кладке варьирует у разных видов птиц от 1 (кайры, чайки, дневные хищники, пингвины и др.) до 26 (серая куропатка). У одних птиц насиживание яиц осуществляется одним из родителей (только самками — у куриных, воробьиных, гусеобразных, сов или только самцами — у австралийских и американских страусов), у других птиц обоими. Продолжительность насиживания различна и в некоторой мере связана с величиной яйца — от 14 дней у воробьиных до 42 у африканского страуса. В зависимости от степени развитости птенцов при

вылуплении из яйца различают 2 группы: выводковые и гнездовые (птенцовые). У первых птицы появляются зрячими покрытыми пухом, способными ходитъ и самостоятельно склевывать корм (страусы, куриные, гусеобразные). У гнездовых птенцы вовсе или почти голые, частью слепые, беспомощные, долго остаются в гнезде и выкармливаются родителями (воробьиные, дятлы, стрижи и др.).

В летний период птицы линяют; растут, запасают питательные вещества. С наступлением осенних холодов они не снижают уровня своей жизнедеятельности, как земноводные или пресмыкающиеся, а, наоборот, повышают его, увеличивая свою подвижность и кочуя в поисках корма. Кроме того, птицы сильно жиреют и таким образом приспосабливаются к зимовке.

Оседлые птицы (белые куропатки, синицы, воробьи, сойки, вороны и др.) с наступлением неблагоприятных условий держатся в одной и той же местности. Кочующие птицы (свиристели, снегири, клесты, чечетки и др.) покидают летнее местопребывание и улетают на сравнительно небольшие расстояния. Перелетные птицы (аисты, гуси, кулики, стрижи, соловьи, иволги, ласточки, кукушки и др.) оставляют места гнездового ареала и улетают на места зимовок за многие тысячи километров. Большинство их летит стаей и лишь немногие (кукушка) - в одиночку. Крупные птицы летят определенным строем (шеренгой — гуси, клином — журавли), мелкие — беспорядочными стайками. Первыми улетают насекомоядные, затем — зерноядные и позже всех — водоплавающие и болотные птицы.

Класс Птицы представлен более чем 40 отрядами. Рассмотрим некоторые из них.

Отряд Пингвинообразные (16 видов) распространен в Южном полушарии. Птицы хорошо плавают и ныряют с помощью передних, преобразованных в ласты конечностей. На грудине хорошо развит киль. На суше держат тело вертикально. Перья плотно налегают друг на друга, что препятствует их раздуванию ветром и проникновению воды. Подкожные отложения жира способствуют теплозащите. Кормятся в море рыбой, моллюсками, ракообразными. Гнездятся колониями. Пары сохраняются несколько лет. Многие виды высиживают яйца, лежа на гнезде. Вылупившиеся птенцы покрыты густым и коротким пухом. После периода размножения с подросшим молодняком стаи пингвинов кочуют в море. Императорский пингвин гнездит-

ся на береговых льдах Антарктиды, его масса достигает почти 40 кг. Носит одно яйцо и выведшегося птенца в кожистой сумке на брюхе.

Надотряд Страусообразные характеризуется своеобразным строением — отсутствием киля на грудине и способностью к полету. Перья рассучены, так как бородки не сцеплены из-за отсутствия крючков. Мощные задние конечности имеют два или три пальца, что связано с быстротой передвижения. Африканский страус — самый крупный из ныне живущих птиц — достигает массы 75-100 кг. Две — пять самок откладывают яйца массой около 1,5 кг в общее гнездо. Самец насиживает кладку ночью, самки поочередно днем.

К страусообразным птицам принадлежат также нанду (Южная Америка), эму и казуар (Австралия), киви (Новая Зеландия).

Отряд Аистообразные (120 видов) обитает по берегам мелководных водоемов. Небольшая перепонка между основаниями длинных пальцев ног позволяет им уверенно шагать по топким местам. Летают птицы медленно активным или парящим полетом. Питаются разнообразной животной пищей, схватывая ее длинным, жестким, как пинцет, клювом. Моногамы. В гнезде 2-8 яиц. Птенцов кормят оба родителя. К отряду Аистообразные относятся цапли, аисты, фламинго и др. Цапли подкарауливают добычу на мелководье, реже бродят, выпугивая ее. Могут причинять ущерб рыбным хозяйствам, поедая рыбу. Распространены серая и белая цапли, выпь.

Аисты — перелетные птицы, зимуют в Центральной и Южной Африке, в некоторых районах Южной Азии. Белый аист — крупная птица с большими черными крыльями и длинными красного цвета ногами. Гнездятся одиночными парами. Аист выпугивает добычу, медленно бродя по лесным полянам, лугам, берегам водоемов. Черный аист гнездится в глухих лесах.

Фламинго (масса 2,5—4,5 кг) кормятся на мелководье. Фильтруя воду и ил, они отцеживают беспозвоночных и водоросли с помощью роговых пластинок массивного, сильно перегнутого клюва. Распространены в тропиках и субтропиках. По соленым озерам Южного Казахстана (Тенгиз и др.) обитает несколько колоний розового фламинго.

Отряд Гусеобразные объединяет около 150 видов водных птиц (масса от 200 г до 10 кг). Они хорошо приспособлены к плаванию и нырянию: имеют перепонку между пальцами задних ног, ноги отставлены далеко назад, оперение плотное, водонепроницаемое и ненамо-

каемое; так как смазано выделениями копчиковой железы. По земле ходят переваливаясь. Утка-кряква с помощью уплощенного клюва, края которого несут поперечно расположенные роговые пластинки, а также пластинок края мясистого языка эффективно фильтруют воду и жидкий ил, поедая зеленые части растений, семена, мелких ракообразных и водных личинок насекомых. Кряквы живут весной отдельными парами. Утки, гнездящиеся в европейской части СНГ, зимуют на побережье Западной и Южной Европы, а из Сибири улетают на юг Каспийского моря, в Индию и Китай. Гуси и лебеди преимущественно растительноядные, кормятся на суше и мелководьях.

Все виды гусеобразных — объекты спортивной охоты. Во многих районах мира численность их резко сократилась из-за неумеренной охоты, преобразования ландшафта, загрязнения воды нефтью в местах гнездования, пролета, зимовок.

Отряд Дневные хищные птицы (170 видов). Они распространены в самых разнообразных местообита ниях: в лесах, горах, степях, на водоемах и т. д. Имеют короткий, но сильный клюв с резко загнутым книзу острым концом надклювья. У основания надклювья есть восковица — участок голой, часто окрашенной кожи, на которой открываются наружные ноздри. Мускулатура груди и задних конечностей мощная. Пальцы заканчиваются крупными, изогнутыми когтями. Полет быстрый, маневренный, многие виды способны к длительному парению. Одни виды хищников поедают только мертвых животных (стервятники, грифы, сипы), другие ловят живую добычу (соколы, орлы, ястребы, канюки, луни).

Большинство видов хищных птиц приносят пользу, истребляя мышевидных грызунов, сусликов, вредных насекомых. Виды, питающиеся падалью, выполняют санитарную функцию. Поскольку крупные хищники везде малочисленны, они не уменьшают численность своих, жертв; так как добывают в основном больных и неполноценных. В некоторых районах мира до сих пор не забыта спортивная, а местами и промысловая охота с помощью крупных соколов, ястребов и беркутов. Численность хищных птиц резко сократилась из-за изменения ландшафтов, отравления ядохимикатами и прямого истребления. Во многих странах, в том числе и в нашей, большинство соколообразных птиц охраняется.

Отряд Совообразные включает около 140 видов ночных птиц (совы, филины, сычи, сипухи), населяющих все ландшафты земного

шара. Приспособлены к охоте в ночных условиях: имеют крупные глаза, направленные вперед, хорошо развит слух, бесшумный полет обеспечивает мягкое пушистое оперение. Питаются животной пищей, в основном мышевидными грызунами. Гнездятся в дуплах. Яйца насиживает самка, самец носит ей корм. Через 3-6 недель птенцы приобретают способность к полету. Истребляют вредных животных. Совообразные птицы нуждаются в охране.

Отряд Курообразные включает 250 видов наземных и наземно-древесных птиц. Имеют короткий и выпуклый клюв, короткие и широкие крылья. От пищевода обособлен объемистый зоб. Мускулистый желудок выстлан плотной ребристой кутикулой. Для улучшения перетирания пищи заглатывают камешки, которые скапливаются в желудке и играют роль жерновов. Питаются растительной пищей — вегетативными частями растений, плодами, семенами, попутно попавшимися беспозвоночными. Самцы окрашены ярче самок.

Почти все виды курообразных — объекты спортивной охоты и разведения. Промысловое значение имеют рябчик, белая куропатка, тетерев, а в некоторых районах — кеклик и серая куропатка. Многие виды из-за разнообразной хозяйственной деятельности человека, неумеренной охоты снизили численность и сократили ареалы распространения.

Отряд Журавлеобразные объединяет около 190 видов различных по массе (от 30 г до 16 кг), внешнему облику и экологическим особенностям птиц. Представители семейства настоящие журавли населяют болота и луга, некоторые виды — степи. Пары сохраняются долгие годы. В период тока характерны групповые и парные «танцы». Гнезда вьют на земле, в которые кладут 1—2 яйца. Вылупившиеся птенцы сразу же передвигаются вместе с родителями. В возрасте 5—9 недель обретают способность к полету. Более широко распространен серый журавль. Белый журавль, или стерх, гнездится только в тундровой зоне (северо-восточная Якутия, низовья реки Обь). У нас, как и во многих других странах, охота на журавлей запрещена.

Представители семейства дрофиные обитают в степях и полупустынях Восточного полушария. Питаются разнообразной растительной и животной пищей. Самый крупный вид семейства — дрофа, достигает массы 16 кг. Ареал распространения резко сократился из-за распашки степей, чрезмерного истребления.

Отряд Дятлообразные объединяет около 400 видов. Масса птиц достигает 6—300 г. Они ведут преимущественно древесный образ жизни. Корм собирают в кронах и на стволах, раздалбливая поврежденную древесину с помощью крепкого, заостренного долотообразного клюва. Личинок насекомых достают длинным, заостренным, липким языком. Осенью и зимой питаются семенами хвойных деревьев, добывая их из шишек. При передвижении по стволам дятлы цепляются за неровности коры цепкими когтями и опираются на жесткий хвост.

Наиболее широко распространен большой пестрый дятел. Имеет черное с белыми полосами оперение, подхвостье ярко-красное, а у самца, кроме того, на затылке есть красная поперечная полоса.

Отряд Воробьиные — самый большой отряд, включающий примерно 60 % всех ныне живущих видов. Его представители распространены по всем континентам, кроме Антарктики. Сильно различаются размерами, внешним обликом и экологическими особенностями. Строят гнезда (иногда очень искусно) в ветвях, расщелинах скал, в дуплах, на земле и т. д. Птенцы вылупляются слепыми, голыми или слабо опушенными. Большинство воробьиных — насекомоядные птицы.

Жаворонки обитают в открытых ландшафтах (поле, луг, степь). Прилетают ранней весной. Питаются только на земле беспозвоночными и семенами. Гнездятся на земле. Самцы часто поют в воздухе.

Ласточки гнездятся по долинам рек, опушкам леса, в поселениях человека. Насекомых ловят в воздухе на лету с помощью широкого рта. По земле ходят мало. Часть видов (городская ласточка) строят лепные гнезда из комочков грязи, скрепляя их липкой слюной; другие роют норы в обрывах (береговая ласточка) или гнездятся в дуплах, расщелинах.

Синицы гнездятся в дуплах, откладывая от 10 до 16 яиц. Насиживает чаще самка, а самец ее кормит, птенцов выкармливают оба родителя. Кормятся различными насекомыми и их кладками, едят ягоды и семена. Легко привлекаются в культурные ландшафты развеской искусственных гнездований. Очень полезны как истребители разнообразных вредных насекомых.

Обобщая характеристику основных отрядов птиц, можно составить представление о их роли в природе. Благодаря огромной численности и высокому уровню жизнедеятельности, птицы ежедневно по-

требляют огромное количество растительной и животной пищи, существенно влияя на природные биоценозы. Особенно велика их роль в регулировании численности насекомых и мелких грызунов. Нередко птицы сами служат пищей другим животным.

Кроме того, птицы способствуют расселению растений в результате распространения ими семян. Склевывая сочные плоды рябины, бузины, брусники, черемухи, черники и др., они перелетают с места на место и выбрасывают вместе с пометом неповрежденные семена.

Многие птицы истребляют насекомых — вредителей культурных и ценных дикорастущих растений. Полезны также и хищные птицы, уничтожающие мелких грызунов — вредителей полевых культур и распространителей инфекционных заболеваний (чумы, желтухи и т. д.).

На многих диких птиц существует промысловая и спортивная охота. Важное хозяйственное значение имеет сбор гагачьего пуха, обладающего большой мягкостью, упругостью и малой теплопроводностью.

Помет морских водоплавающих птиц (пеликанов, бакланов и др.) — гуано — используется в качестве ценного удобрения.

Одной из экономически выгодных отраслей животноводства является птицеводство, которое обеспечивает человека ценными мясными продуктами, яйцами, пером. Птицеводство поставлено на промышленную основу. На крупных современных птицефабриках весь процесс выращивания птиц (куры, утки, индейки, гуси) механизирован.

Лекция 19

Класс Млекопитающие — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Млекопитающие распространены по всему свету и заселяют все жизненные среды — воздушно-наземную, водную и почвенно-грунтовую. Прогресс млекопитающих связан со следующими основными чертами их организации: 1) исключительным развитием центральной нервной системы, особенно коры головного мозга, определяющей разнообразные и сложные формы приспособительного поведения; 2) совершенством размножения (живорождением и выкармливанием детенышей молоком); 3) высокой интенсивностью обмена веществ и совершенством терморегуляции, обеспечивающими высокую и постоянную температуру тела.

Внешний облик и размеры млекопитающих весьма разнообразны в зависимости от условий и образа жизни. Масса тела колеблется от 1,5 г (землеройка-крошка) до 150 т (синий кит). Длинные передние и задние конечности расположены под туловищем и способствуют быстрому передвижению, благодаря чему они не имеют себе равных по скорости передвижения. У гепарда, например, она достигает 110 км/ч.

Волосяной покров, как и перьевой покров птиц, — совершенное приспособление для терморегуляции. Его основу составляют тонкие, мягкие пуховые волосы, образующие подшерсток. Между ними разбиты более длинные, жесткие и редкие остевые волосы, защищающие пуховые волосы и кожу от механических повреждений. Кроме того, у многих млекопитающих на голове, шее, груди и передних конечностях отмечены длинные и жесткие чувствительные волосы — вибриссы. Волосяной покров периодически меняется. Периодичность и время линьки у разных видов млекопитающих различны.

Производными эпидермиса являются волосы, ногти, когти, копыта, чешуя и полые рога (например, у быков, козлов, баранов, антилоп). Костные рога оленей, лосей развиваются из внутреннего слоя кожи — дермы.

Кожные покровы богаты железами — потовыми, сальными, пахучими, млечными. Испарение потовых выделений животного способствует его охлаждению. Сальными выделениями смазываются полосы и поверхность кожи, что предохраняет волосы от смачивания, а кожу — от иссушения. Секреты пахучих желез позволяют особям одного вида отыскивать друг друга, метить территории, отпугивать преследователей (хорек) и др. Млечные железы выделяют молоко, которым самки вскармливают своих детенышей. Таким образом, кроме защитной функции, кожа млекопитающих играет важную роль и в терморегуляции.

Скелет млекопитающих по строению в основном сходен со скелетом наземных позвоночных, однако существуют некоторые различия: число шейных позвонков постоянно и равно семи, череп имеет крупную мозговую коробку, что связано с большими размерами головного мозга. Конечности млекопитающих построены по пятипалому типу, характерному для наземных позвоночных. Способ передвижения млекопитающих различен — ходьба, бег, лазание, полет, копание, плавание, что отражается на строении конечностей. Так, у наиболее

быстро бегающих млекопитающих число пальцев сокращено: у парнокопытных развиты два (третий и четвертый) пальца, а у непарнокопытных — один (третий). У животных, ведущих подземный образ жизни, например у крота, увеличена и своеобразно устроена кисть. Животные, способные к планированию (белки-летяги, летучие мыши), приобрели удлиненные фаланги пальцев и кожистые перепонки между ними.

К особенностям строения пищеварительной системы относится дифференциация и специализация зубов и четкое разделение на отделы. Зубы сидят в ячейках челюстных костей и подразделяются на резцы, клыки и коренные. Их число и форма различны и служат важным систематическим признаком животных.

Дышат млекопитающие только легкими, которые имеют альвеолярную структуру.

Кровеносная система млекопитающих принципиальных отличий от таковой у птиц не имеет. В отличие от птиц, у млекопитающих от левого желудочка отходит левая дуга аорты. Кроме того, кровь обладает большой кислородной емкостью в связи с наличием дыхательного пигмента — гемоглобина, заключенного в многочисленных мелких эритроцитах. Благодаря высокой интенсивности процессов жизнедеятельности и высокоразвитой системе терморегуляции в организме млекопитающих, как и у птиц, поддерживается высокая и постоянная температура.

Тазовые почки, как и у птиц, выполняют выделительную функцию. Моча с большим содержанием мочевины оттекает от почек по мочеточникам в мочевой пузырь, а из него наружу.

Головной мозг млекопитающих имеет относительно крупные размеры из-за увеличения объема полушарий переднего мозга и мозжечка. Развитие переднего мозга происходит за счет разрастания его крыши — мозгового свода, или коры мозга.

Из органов чувств у млекопитающих более развиты органы обоняния и слуха.

Зрение у млекопитающих менее значимо в их жизни, чем у птиц. Острота зрения и развитость глаз различны, что связано с условиями существования. У животных, обитающих на открытых пространствах (антилопы), глаза большие и зрение острое, у подземных видов (крот) глаза редуцированы. Функцию осязания выполняют вибриссы.

Размножение млекопитающих характеризуется внутренним оплодотворением, мелкими размерами яиц (0,05-0,2 мм), лишенными белковой оболочки и желтка, живорождением (за исключением немногих видов), устройством большинством видов для деторождения специальных гнезд, а также выкармливанием новорожденных молоком.

У большинства видов млекопитающих внутриутробное развитие (беременность) связано с появлением у самок плаценты (или детского места), возникающей путем срастания или частичного соединения зародышевых оболочек, окружающих развивающийся плод, со стенками матки — мускулистого полового органа. Через плаценту устанавливается связь между кровеносными сосудами детского и материнского организма, что позволяет осуществлять газообмен в теле эмбриона, приток питательных веществ и удаление продуктов распада.

Продолжительность внутриутробного развития у разных видов различна: от 11—13 суток (серый хомяк) до 11 месяцев (киты). Количество детенышей в помете также сильно варьирует: от 1 до 12—15:

Небольшая группа млекопитающих не имеет плаценты и размножается откладкой яиц. Предками млекопитающих были примитивные малоспециализированные палеозойские пресмыкающиеся — зверозубые, Зубы у них были дифференцированы на резцы, клыки некоренные и сидели в ячейках. В триасе одна из групп зверозубых ящеров стала приобретать черты прогрессивной организации и дала начало млекопитающим.

Общее число видов современных млекопитающих достигает 3700—4000. Класс подразделяется на два подкласса: Яйцекладущие, или Первозвери, и Настоящие звери, к которому относятся Сумчатые и Плацентарные.

Подкласс Яйцекладущие, или *Первозвери*, является наиболее примитивным и древним из современных млекопитающих. В отличие от всех остальных млекопитающих они откладывают крупные яйца, богатые желтком, которые либо насиживают (утконос), либо вынашивают в выводковой сумке на брюхе (ехидны). Детеныши выкармливаются молоком, слизывая его с железистых полей кожи языком (губы у них отсутствуют), так как млечные железы не имеют сосков. Имеется клоака. Температура тела низкая и непостоянная (26—35 °С).

Животные распространены преимущественно в Астралии и на прилегающих к ней островах. *Утконос* ведет полуводный образ жиз-

ни. Тело покрыто густой шерстью, долгое время ненамокаемой в воде. Пальцы лап соединены плавательной перепонкой, хвост уплощен. При помощи широкого клюва, покрытого изнутри роговыми пластинками, процеживает воду, как утка.

Ехидна — наземное роющее млекопитающее, вооруженное длинными сильными когтями. Тело покрыто жестким волосяным покровом и острыми иглами. Живет в норах, питается насекомыми, извлекая их длинным, покрытым клейкой слюной языком.

К подклассу Настоящие звери, или *Плацентарные*, относятся отряды Сумчатые, Насекомоядные, Рукокрылые, Грызуны и др.

Отряд Сумчатые образует группу низших зверей. Характерно отсутствие или слабое развитие плаценты. Детеныши рождаются маленькими (1,5—3 см) и слаборазвитыми после короткого срока беременности. Длительное время они вынашиваются в кожистой сумке на брюхе, где прикрепляются к соску.

Распространены в Австралии и на прилегающих к ней островах. К ним принадлежат кенгуру, сумчатый медведь — коала, сумчатый волк, сумчатая белка и др.

В группу высших зверей входит подавляющее большинство современных млекопитающих, распространенных на всех континентах. У них развита плацента, и детеныши рождаются способными самостоятельно сосать молоко. Температура тела высокая и относительно постоянная.

Отряд Насекомоядные объединяет наиболее примитивных плацентарных зверей. Питаются насекомыми и личинками. Представители — кроты, землеройки, ежи, выхухоль.

Отряд Рукокрылые — многочисленный отряд (около 1000 видов) летающих млекопитающих, распространенных везде, кроме Арктики и Антарктиды. Летают они благодаря наличию кожистых перепонок, натянутых между длинными пальцами передних конечностей, боками тела, задними конечностями и хвостом. Как и птицы, на грудине имеют киль, к которому прикрепляются мощные грудные мышцы, приводящие крылья в движение. Ведут сумеречный или ночной образ жизни, ориентируясь в воздушном пространстве с помощью звуковой локации. В большинстве случаев приносят пользу, поедая вредных ночных насекомых (летучие мыши). Некоторые из них сосут кровь животных (вампиры).

Отряд Грызуны — самый многочисленный отряд млекопитающих (около 2000 видов). Распространены повсеместно.

К отряду принадлежат полевки, крысы, белки, суслики, сурки, бобры, хомяки, сони, тушканчики. Некоторые грызуны имеют промысловое значение, например белка, ондатра, бобр, нутрия и др. Многие виды грызунов (мыши, полевки, крысы и др.) являются вредителями сельского хозяйства и переносчиками ряда опасных заболеваний человека и домашних животных (чума, туляремия, клещевой возвратный тиф, энцефалиты и др.).

Отряд Хищные включает 240 видов. Они играют важную роль в биоценозах и имеют большое практическое значение. Главные семейства: псовые (песцы, лисицы, волки, собаки); куньи (соболи, горностаи, хорьки, куницы, барсуки, выдры), кошачьи (лев, тигр, рысь, леопард, дикие и домашние кошки); медведи и др.

Многие виды служат объектами пушного промысла или разводятся на звероводческих фермах (американская норка, соболь, голубой песец, серебристо-черная лисица). Численность наиболее опасных хищников (волки) регулируется человеком.

Отряд Ластоногие включает 30 видов. Большую часть жизни они проводят в воде, а на сушу или лед выходят лишь для размножения и линьки. Питаются в основном рыбой. Являются ценными объектами промысла и дают жир, кожу, мясо, пушнину. К отряду принадлежат тюлени, морские котики, моржи.

Отряд Китообразные включает 80 видов. Исключительно водные млекопитающие, имеющие рыбообразную форму тела с горизонтально расположенным хвостовым плавником. Передние конечности превращены в ласты, задние отсутствуют. Не имеют шерстного покрова и ушных раковин. Подкожный слой жира мощный, достигает до 50 см. Удельный вес крупных китообразных близок к удельному весу воды. Зубатые киты (дельфины, кашалоты) имеют большое число зубов одинакового строения. Питаются рыбой. У беззубых усатых китов (синий кит) на месте зубов развит цедильный аппарат в виде роговых пластин (китовый ус), сидящих по бокам неба и свешивающихся в ротовую полость. Отцеживают планктон, реже питаются рыбой. Ежесуточно синий кит (масса 150 т, длина 33 м) поедает 4—5 т пищи.

Усатые киты — с давних времен важные объекты промысла, поэтому их запасы резко сократились из-за интенсивного истребления. Многие виды китообразных занесены в Красную книгу Международ-

ного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) и в Красную книгу СССР.

Отряд Парнокопытные включает 170 видов. К ним относятся копытные млекопитающие с одинаково сильно развитыми третьим и четвертым пальцами. Первый палец отсутствует, второй и пятый развиты слабо или полностью отсутствуют. Различают нежвачных и жвачных парнокопытных. У нежвачных (свиньи, бегемоты) желудок простой, и пищу они не отрыгивают для повторного пережевывания. Жвачные парнокопытные (коровы, овцы, козы, олени, верблюды, лоси, антилопы, жирафы и др.) имеют сложный желудок, состоящий из четырех отделов: *рубца, сетки, книжки и сычуга*. В рубец попадает масса грубых, не измельченных зубами растительных кормов, где они подвергаются брожению под влиянием бактерий и инфузорий. Из рубца пища переходит в сетку, откуда путем отрыгивания попадает в рот для повторного пережевывания. Смешанная со слюной полужидкая масса проглатывается и попадает в книжку, а оттуда в сычуг (настоящий желудок), где обрабатывается кислым желудочным соком, который переваривает белковую часть корма.

Отряд Непарнокопытные включает 16 видов. К отряду принадлежат лошади, носороги, ослы, зебры. На ногах сильно развит один (третий) палец. Степень редукции остальных имеет обратную связь со скоростью бега.

До настоящего времени сохранился только один современный вид дикой лошади — лошадь Пржевальского, которая обитает в небольших количествах в горных пустынях Монголии.

Отряд Обезьяны, или Приматы, включает 190 видов. Головной мозг относительно больших размеров. Полушария переднего мозга очень большие, имеют многочисленные извилины. Глазницы направлены вперед. Пальцы ног имеют ногти. Сосков одна пара, расположенных на груди. Живут в тропических и субтропических лесах, ведут как древесный, так и наземный образ жизни. Питаются растительной и животной пищей. Семейство человекообразных обезьян (орангутанг, шимпанзе, горилла) обитают в лесах экваториальной и тропической Африки и на о. Калимантан.

Итак, несмотря на сравнительно небольшое видовое разнообразие, млекопитающие играют исключительно большую роль в природных биоценозах. Это определяется высоким уровнем их энергетических процессов, а также большой подвижностью. Млекопитающие -

основные составляющие цепей и сетей питания разнообразнейших биоценозов.

Чрезмерная эксплуатация многих видов промысловых млекопитающих, преобразование и загрязнение естественных биогеоценозов в ходе хозяйственной деятельности человека явились результатом резкого снижения численности многих видов. Угроза исчезновения с лика планеты нависла над многими десятками видов млекопитающих в нашей стране. Во второе издание Красной книги Беларуси, вышедшее в 1993 г., дополнительно включены 6 видов млекопитающих при общем количестве охраняемых видов, равном 14.

Лекция 20

ЧЕЛОВЕК. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

Homo sapiens - один из представителей млекопитающих, относящихся к отряду приматов, к которым принадлежат также тупайи, долгопяты, лемуры, лори и обезьяны, в том числе человекообразные обезьяны (табл. 17).

Таблица 17

Отряд приматов

Низшие приматы или полуобезьяны (Prosimii)

- Тупайи, лемуры, лори, галаго, долгопяты

Высшие приматы, или обезьяны (Anthropoidea)

- Обезьяны Нового Света, в том числе капуцины, мармозетки
- Обезьяны Старого Света, в том числе макаки, павианы
- Высшие узконосые обезьяны (Hominoidea)
  - Человекообразные обезьяны: гиббон, орангутан, горилла, шимпанзе
  - Люди (Hominidae): *Australopithecus* (вымерший предчеловек), *Homo erectus, H. neanderthalensis, H. Sapiens*

Среди ныне живущих приматов представлены различные стадии эволюции этой группы - от животных, сходных с примитивными млекопитающими мелового периода, до крупных человекообразных обезьян и человека.

На ранних стадиях эволюции приматов какая-то полуобезьяна, напоминающая по виду мышь, перешла к жизни на деревьях. Ныне живущие родичи этой полуобезьяны - тупайи - также очень похожи на крыс или мышей. Наиболее продвинувшийся в эволюционном отношении представитель полуобезьян - *индонезийский долгопят*, обитающий на деревьях и ведущий ночной образ жизни; у долгопята огромные глаза, полностью стереоскопическое зрение, и его пальцы снабжены не когтями, а ногтями. Кроме того, верхняя губа покрыта у него волосами, как у высших приматов, а лицо подвижное и выразительное. У высших приматов средством общения служит мимика - это отражает переход к зрению как доминирующему чувству; у большинства же других млекопитающих для обмена информацией служит обоняние.

Высшие приматы (обезьяны, в том числе человекообразные, и человек) обладают стереоскопическим цветовым зрением, округлым черепом и относительно большим хорошо развитым головным мозгом, благодаря которому они способны научаться сложным формам поведения. Несмотря на то что большинство обезьян при передвижении используют все четыре конечности, они могут подолгу сидеть выпрямившись; кроме того, некоторые древесные обезьяны немало времени находятся в вертикальном положении, когда они перебрасывают тело с ветки на ветку, цепляясь за них передними конечностями, - способ передвижения, называемый *брахиацией*. Прямохождение сыграло огромную роль в эволюции антропоидов, так как оно освободило передние конечности, что позволило использовать их для манипуляций с пищей, ухода за детенышами и выполнения различных других функций.

В настоящее время существует только четыре рода человекообразных обезьян: гиббон, орангутан, горилла и шимпанзе. Все они живут в Старом Свете и по своему строению и поведению занимают промежуточное положение между остальными обезьянами и гоминидами (представителями семейства людей). Головной мозг у человекообразных относительно крупнее, чем у других обезьян; кроме того, у них нет хвоста, поэтому сидеть, выпрямив спину, им удобнее. Человекообразные обезьяны, так же как и гоминиды, обладают широкой грудной клеткой, однако эти две группы различаются тем, что у обезьян передние конечности и позвоночник более приспособлены к брахиации, нижние конечности специализированы, а клыки и резцы

крупнее и мощнее, чем у гоминид. Гориллы и шимпанзе проводят много времени на земле; передвигаясь, они опираются на задние конечности и на костяшки пальцев передних конечностей, что дает им возможность использовать сами пальцы для переноски таких предметов, как пища или камни.

Белки человека и белки шимпанзе сходны на 99%. Эти данные, а также сходство в строении тела и поведении, позволяют считать шимпанзе самыми близкими нашими родичами из всех ныне живущих организмов. Биологи не считают, что человек произошел непосредственно от шимпанзе; по их мнению, оба вида произошли от какого-то общего обезьяноподобного предкового вида, жившего несколько миллионов лет назад, и их отделяют друг от друга, вероятно, несколько вымерших видов. Предковая линия, ведущая к гориллам, отделилась от линии гоминиды-шимпанзе несколько раньше; еще раньше возникла ветвь, приведшая к орангутанам.

Поскольку нашими ближайшими ныне живущими родичами являются африканские человекообразные обезьяны, поиски предполагаемого общего предка этих обезьян и человека велись главным образом в Африке. В миоцене (25-13 млн. лет назад) многие лесистые области превратились в открытые степи. По-видимому, в этот период какие-то обезьяноподобные формы вышли из лесов; у одного возможного предка гоминид из миоценовых отложений Африки и Азии обнаружена тенденция к хождению на двух ногах.

По мнению антропологов, гоминиды дивергировали от человекообразных обезьян от 10 до 4 млн. лет назад, но у нас нет почти никаких ископаемых остатков по предкам гоминид, относящимся к этому периоду. Первые несомненные остатки гоминид, возрастом от 4 до 3,5 млн. лет, найдены в Эфиопии и отнесены к роду *Australopithecus*. Почти полный скелет австралопитека, прозванного Люси, принадлежит взрослой женщине, жившей примерно 3,5 млн. лет назад. При жизни она ходила на двух ногах, т.е. выпрямившись; рост ее достигал одного метра, хотя мужчины, относившиеся к тому же виду, были крупнее. Вопрос о том, вела ли Люси полностью наземный образ жизни или проводила значительную часть времени на деревьях, вызывает разногласия. Зубы австралопитеков были очень сходны с зубами современного человека (небольшие резцы и клыки); однако большие массивные челюсти и головной мозг, который был незначительно крупнее, чем у ныне живущих человекообразных обезьян, приближа-

ют их к последним. По-видимому, эти гоминиды собирали падаль и охотились.

Homo erectus – вид, от которого, как полагают, произошел современный человек, появился примерно 1,5 млн. лет назад. Его челюсти, зубы и надбровные дуги все еще оставались массивными, на объем головного мозга у некоторых индивидуумов был почти таким же, как у современного человека. Некоторые кости *H. erectus* найдены в пещерах; это позволяет предполагать, что у него было более или менее постоянное жилище.

Эта стадия эволюции гоминид коррелирует с заселением выходцами из Африки других более холодных областей. Выдержать холодные зимы, не выработав сложных видов поведения или технических навыков, было бы невозможно. Очевидно, дочеловеческий головной мозг *Homo erectus* был способен находить социальные и технические решения (огонь, одежда, запасание пищи и совместное проживание в пещерах) проблем, связанных с необходимостью выжить в зимнюю стужу.

Неандертальца, головной мозг которого имел такие же размеры, как мозг современного человека, а череп все еще оставался тяжелым, иногда относят к виду *Homo sapiens*. Неандертальцы появились примерно 100 000 лет назад. Остатки вполне современного представителя *H. sapiens* впервые обнаружены в отложениях возрастом 40 000 лет.

Лекция 21

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Термин «экология» был предложен в 1866 г. немецким экологом Э. Геккелем для обозначения экологической науки, изучающей взаимоотношения организмов с окружающей их средой обитания. Однако более четкое и краткое ее определение было дано английским биохимиком Х. Кребсом, определившим основное содержание экологии как изучение «распространения и динамики численности организмов». Современному определению экологии больше соответствует ее понимание как науки о структуре и функциях живой природы.

Все разделы биологической науки изучают жизнь на молекулярном, клеточном или организменном уровнях, так как индивидуум является самой крупной единицей исследований (гены>клетки>органы>организмы) (рис. 98). Однако имеются и более сложные формы организации живого. Группы сходных индивидуумов

одного вида объединяются в популяции, которые создают многовидовые сообщества – биоценозы. Биоценозы в свою очередь образуют биологические макросистемы более высокого ранга – биогеоценозы (экосистемы) и в целом биосферу нашей планеты. Следовательно, современная экология изучает жизнь, интегрированную в биологические системы более высокого ранга, чем организм. Этим экология отличается от других областей биологии, которые она обогащает, но ни в коем случае не растворяется в них и не исчезает как самостоятельная наука.

Экология исследует три основных уровня организации живой материи: *отдельные особи, популяции и сообщества*. В зависимости от изучаемого уровня меняются и задачи экологии. Изучая особи, она исследует, как влияют на организмы абиотические и биотические факторы.

На уровне популяций экология решает вопросы, связанные со степенью обилия отдельных видов, с изменениями и колебаниями численности популяций. Но все же основными объектами исследования экологии являются те процессы, которые влияют на распространение и численность организмов, т.е. процессы воспроизводства особей, их гибели и миграции.

Итак, предметом исследования экологии являются биологические микросистемы: *популяции, сообщества, экосистемы* и их динамика во времени и в пространстве. Из содержания и предмета исследований вытекают и основные задачи экологии: *изучение динамики популяций, биогеоценозов и их сукцессии* во времени и пространстве. Поэтому главная теоретическая и практическая задача экологии заключается в том, чтобы вскрыть закономерности этих процессов и научиться управлять ими в условиях все возрастающего влияния человека на окружающую среду.

На современном уровне развития общества экология превратилась в одну из ведущих биологических наук. Это в значительной степени обусловлено тем, что решение проблем, связанных с рациональным использованием природных ресурсов биосферы, возможно только с экологических позиций.

Экология как наука является теоретической основой охраны природы. Однако между понятиями «экология» и «охрана природы» ставить знак равенства нельзя, так как задачи экологии гораздо шире. Она изучает принципы и законы, определяющие временные и про-

странственные типы объединения организмов, потоки вещества и энергии через отдельные трофические уровни, закономерности функционирования экосистем и биосферы в целом.

Основные экологические факторы среды

Все, что окружает организм и прямо или косвенно влияет на его состояние, развитие, размножение, выживаемость и т.д., является средой обитания. Элементы среды, влияющие на форму и функции организмов, без которых они не могут существовать, называются экологическими факторами. Оказывая на живые организмы или их сообщества прямое или косвенное воздействие, факторы вызывают у них приспособительные реакции. В природе эти факторы действуют не изолированно, а комплексно.

Жизнь организма любой популяции проходит под воздействием множества экологических факторов, среди которых выделяют абиотические, биотические и антропогенные.

К абиотическим факторам относятся элементы неживой природы: свет, температура, влажность, химизм среды и т.д.

Биотические факторы включают все живые организмы (пища, хищники, конкуренты и т.д.) и оказывают совершенно иной эффект, чем абиотические. Действуя на организмы других видов, в то же время они являются объектами влияния друг на друга. Таким образом, правильнее говорить о биотических взаимодействиях организмов разных видов. По характеру воздействия и приспособительным реакциям организмов эти две категории факторов принципиально различаются.

Антропогенные факторы среды – это совокупность различных воздействий человека на окружающий его мир. По мере становления человеческого общества и возникновения специфических, присущих только ему закономерностей развития, природа обогатилась качественно новым явлением – антропогенными факторами. Человек, по мнению В.И. Вернадского, в наше время превратился в мощную геологическую силу, оказывающую преобразующее влияние на окружающую среду.

Характер воздействия фактора на организм и реакции на него во многом определяются его качественной спецификой и интенсивностью («дозировкой»). Ряд факторов, такие как температура, кислород, влажность и др., в той или иной дозе необходимы для нормальной

жизнедеятельности организма, а их избыток или недостаток тормозят развитие.

Специфические адаптивные механизмы, свойственные виду, дают ему возможность переносить определенный размах колебаний фактора без заметных нарушений его жизнедеятельности. Рассмотрим принципиальную схему влияния фактора среды на жизнедеятельность организма (рис. 99). Количественное выражение фактора, обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, называется *оптимумом*. Дозы фактора, уменьшающиеся или увеличивающиеся по отношению к оптимуму, но не нарушающие жизнедеятельность организмов, определяются как *зоны нормы*. Обычно их две: одна связана с отклонением фактора от оптимума в сторону недостатка, другая – с его избытком. Дальнейшее изменение дозы фактора может привести к нарушению жизнедеятельности организма (приостановка роста, нарушение размножения и т.д.). Это *зона пессимума* или *зона угнетения*. За пределами зон угнетения действие фактора таково, что даже полная адаптация всех приспособительных систем неэффективна и наступает гибель организмов. Пределы выносливости организмов по отношению к одним факторам среды могут быть широкими, а к другим – узкими.

Из многих факторов, влияющих на тот или иной физиологический процесс и их результаты (рост, размножение, продуктивность, размер популяции), ограничивающим становится тот, который находится ниже или выше определенного уровня. Так, в середине XIX в., было установлено, что урожай зерна часто ограничивается не теми питательными веществами, которые необходимы в больших количествах (вода, углекислота и т.д.), а теми, которые требуются в малых (например, бор), но в почве их немного. Такая дозировка фактора, по Одуму, получила название *лимитирующей* (ограничивающей). Следует иметь в виду, что лимитирующим может быть как минимум какого-либо фактора, так и его максимум. Лимитирующий эффект максимума четко проявляется в сильно загрязненных водоемах с чрезвычайно высокой концентрацией биогенных элементов. В богатых органикой водах резко сокращается видовое разнообразие гидробионтов, но организмы, способные, переносить эти условия, достигают чрезвычайно высоких биомасс, которые не наблюдаются в естественных водоемах.

Температура окружающей среды является одним из важнейших и часто лимитирующих факторов жизни и развития водных и наземных организмов. Она ограничивает распространение животных и оп-

ределяет уровень их активности. Диапазон температуры на Земле значительно шире тех границ, в пределах которых возможна активная жизнь. Температура поверхностных слоев воды в открытом океане варьирует в пределах от – 3,3 до + 30 ^{0}С, а в воздухе – от –70 до + 85 ^{0}С.

Процессы жизнедеятельности возможны при температуре от 0 до +40 ^{0}С. Однако для большинства животных температурные границы намного уже. Одни организмы выживают в неактивном состоянии и при температуре ниже 0 ^{0}С, другие выдерживают замораживание. Ряд животных обитает в горячих источниках при температуре, достигающей до + 70 ^{0}С (например, в гейзерах Камчатки). Размножение животных возможно в более узком диапазоне температур, чем выживание взрослых особей. Диапазон колебаний температуры в воде обычно меньше, чем на суше, и поэтому пределы устойчивости к температуре у водных организмов обычно уже, чем у наземных. В зависимости от механизмов поддержания постоянной температуры тела различают *пойкилотермных (холоднокровных)* и *гомойотермных (теплокровных)* животных. Температура тела у пойкилотермных животных изменяется при изменении температуры внешней среды. Гомойотермные животные благодаря наличию таких аромофорзов, как четырехкамерное сердце, механизмы терморегуляции (перьевой и волосяной покровы и др.), способны поддерживать постоянную температуру тела даже при ее сильных колебаниях.

Действие высоких температур приводит к сильному обезвоживанию и иссушению растений, ожогам, разрушению хлорофилла, нарушению равновесия между дыханием и продукцией органических веществ, в результате чего растения расходуют на дыхание больше, чем созидают в процессе фотосинтеза.

Адаптациями к засушливым условиям служат уменьшение потери воды (листья превращены в колючки, толстый стебель, сбрасывание листьев при засухе и др.) увеличение поглощения воды (обширная поверхностная корневая система и глубоко проникающие корни), запасание воды (в слизистых клетках и клеточных стенках), физиологическая устойчивость к потере воды (переживание неблагоприятного периода в виде луковиц и клубней).

На живые организмы неоднозначно действует свет. С одной стороны, его прямое воздействие губительно для организма, а с другой – свет является первичным источником энергии, без которого не-

возможна жизнь. Таким образом, свет не только жизненно необходимый, но и лимитирующий фактор как на его максимальном, так и на минимальном уровне.

Солнечная радиация – практически единственный источник тепла для нашей планеты. Она представляет собой электромагнитное излучение в широком диапазоне волн, составляющих непрерывный спектр от 0,17 до 30000 нм.

Ультрафиолетовые лучи, имеющие длину волны 290 нм, губительны для живых организмов, поглощаются слоем тропосферы и не доходят до поверхности Земли. При прохождении через земную атмосферу солнечное излучение заметно ослабляется. Более трети ее отражается облаками или отбрасывается в виде рассеянного излучения в мировое пространство. Доходящая до поверхности Земли радиация состоит из прямых солнечных лучей (27 %) и рассеянной (диффузной) радиации (16 %) – лучей, рассеянных капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли и т.д. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют *суммарной* радиацией. Суммарная радиация создает световой режим, который изменяется в зависимости от географической широты, рельефа местности, времени года и т.д.

В зависимости от способности расти в условиях освещения или изменения различают *светолюбивые*, или *гелиофиты*, -- растения открытых, хорошо освещенных, местообитаний (степные, луговые травы, большинство лиственных деревьев, культурных растений открытого грунта и сорняков) и *тенелюбивые*, или *сциофиты*, -- растения, предпочитающие затененные места обитания (водные глубины, пещеры, нижние затененные ярусы сложных фитоценозов, многие комнатные и оранжерейные растения). Способность к существованию в разных световых условиях обусловливает пространственную структуру биоценозов, в частности его ярусность или вертикальное расслоение на разновысокие структурные части.

Реакции организмов на суточный режим освещения, т.е. на соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов, в результате чего изменяются процессы роста и развития, получили название *фотопериодизма*. Сущность фотопериодизма заключается в ритмичных изменениях морфологических, биохимических и физиологических свойств функций организмов под влиянием чередования и длительности периодов освещения и темноты.

Необходимым условием существования всех организмов на Земле является наличие воды, так как с участием воды протекают все физиологические процессы. С экологической точки зрения вода служит лимитирующим фактором как в наземных системах, где ее количество подвержено сильным колебаниям, так и в водных, где высокая соленость способствует потере организмами воды путем осмоса.

Вода чаще других экологических факторов лимитирует рост и развитие растений. Повышенная или пониженная увлажненность накладывает отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру организмов. Так, в условиях недостаточного увлажнения (степи, полупустыни, пустыни) распространены *ксерофиты*. Это растения, переносящие временное увядание с потерей до 50 % влаги или способные жить в аридной местности. У ксерофитов прекрасно развита корневая система. По общей массе корневые системы ксерофитов в 5-10 раз, а иногда и в 300-400 раз превышают подземные части. Длина корней может достигать 10-15 м, а у саксаула черного – 30-40 м, что позволяет им эффективно добывать воду в засушливых местах обитания.

Гигрофиты – это растения, избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью почвы и воздуха (болота, берега рек и озер, сырых и влажных лесов и лугов). Черты гигрофитов имеют травянистые растения еловых лесов – *кислица обыкновенная, майник двулистный*, прибрежные виды – *калужница болотная, плакун-трава*, а из культурных растений – *рис*.

Фактор влажности – необходимое условие существования и животных. Способы регуляции водного баланса у них разнообразнее, чем у растений, и подразделяются на поведенческие, морфологические и физиологические.

<u>К поведенческим способам регуляции</u> относятся поиски водоемов, выбор более благоприятных мест обитания, рытье нор и др. <u>Морфологические способы</u> поддержания нормального водного баланса – образования, способствующие задержанию воды (раковины наземных моллюсков, ороговевшие покровы рептилий, кутикула насекомых). <u>К физиологическим</u> следует относить способность некоторых видов к образованию метаболической воды и эффективному использованию адсорбированной кормами влаги (многие насекомые, мелкие пустынные грызуны), а также к экономии влаги в пищеварительном тракте. Это достигается путем всасывания воды из кишечника и образования высококонцентрированной мочи (овцы, тушканчики). Кроме

того, многие *виды могут переносить* кратковременное или длительное обезвоживание благодаря особенностям кровеносной системы, эффективной терморегуляции и потоотделения (верблюды, овцы, собаки).

Биотические факторы имеют самый разнообразный характер и проявляются во взаимоотношениях организмов при совместном обитании. Так, растения представляют собой биотический фактор для растительноядных животных – фитофагов, от количества которых зависит численность и распространение последних. В свою очередь фитофаги оказывают влияние на растения: снижают продуктивность и создают неблагоприятные условия для их размножения. В то же время важным биотическим фактором для ряда цветковых растений являются животные-опылители. Взаимные приспособления цветков и животных, опыляющих их, выработались в процессе длительной эволюции. Не менее поразительны взаимные приспособления у плодов растений и животных, способствующих их расселению.

Взаимоотношения организмов часто проявляются через химическое воздействие друг на друга. Выделяемые растениями фитонциды и другие биологически активные вещества оказывают либо угнетающее, либо стимулирующее действие на различные организмы. В свою очередь вырабатываемые микроорганизмами антибиотики также изменяют условия жизни многих организмов.

Кроме того, организмы могут воздействовать друг на друга и механически (например, вытаптывание животными травяного покрова и др.).

Каждая популяция в природе существует во взаимодействии с другими. Различные формы контактов между ними в конечном итоге определяют благополучие организмов.

Действие многих факторов зависит от увеличения плотности популяции. Такие факторы получили название зависимых от плотности. Это прежде всего *конкуренция*, которая обостряется при возрастании численности популяций, а также деятельности паразитов и хищников. Плотность популяции имеет определенный оптимум. При любом отклонении от оптимума начинают действовать механизмы внутрипопуляционной регуляции. Важнейшими из них являются эмиграции (выселение части особей в менее предпочитаемые места обитания), каннибализм (поедание особей своего вида), снижение плодовитости, повышение смертности, возрастание доли диапаузирующих особей, т.е.

особей, характеризующихся временной приостановкой роста и резким снижением обмена веществ.

В природе между живыми организмами существует множество различных типов межвидовых взаимодействий. Рассмотрим некоторые из них.

Под конкуренцией понимают такие отношения, при которых для двух особей или видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды. Использование ресурса одной особью или одним видом уменьшает потребление его другим, рост и выживание которого определяются его недостатком. Межвидовая конкуренция может привести либо к замещению одного вида другим, либо к тому, что один вид будет вынужден переселиться в иное место или перейти к использованию другой пищи.

Паразитизм – межвидовые отношения, при которых один вид живет за счет другого, поселяясь внутри или на поверхности его тела. Паразитизм возник в процессе тесного контакта различных видов организмов на базе пищевых и пространственных связей и характерен для многих организмов, но наиболее широко распространен среди вирусов, бактерий, грибов, простейших, червей, в меньшей степени членистоногих. Все паразиты делятся на эктопаразитов – наружные паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина (клещи, блохи), и эндопаразитов – внутренние паразиты, живущие внутри тела хозяина (большинство гельминтов, вирусов, бактерий и т.д.).

В природе чрезвычайно широко распространено *хищничество*, когда одни виды поедают другие. Хищничество и паразитизм принципиально не различаются между собой и провести четкую границу между этими двумя типами взаимоотношений довольно сложно. В отличие от паразита, который потребляет хозяина по частям, хищник уничтожает жертву сразу.

Симбиозом называется тесное совместное существование многих видов. Пример симбиоза – микориза – соединение корня высших растений с мицелием гриба. Лишайники – симбиоз водорослей и гриба, т.е. представителей разных царств. Они так тесно сжились между собой, что отдельно в природе не встречаются. Сюда же следует отнести и взаимосвязь между раком-отшельником и актинией.

Лекция 22
ВИД, ПОПУЛЯЦИИ И СООБЩЕСТВА

Вид – основная структурная и функциональная единица живых организмов – растений, животных, микроорганизмов. Один вид отличается от другого, и это отличие можно установить по ряду критериев.

Организмы, выполняющие одни и те же функции в разных экологических условиях, называются экологическими эквивалентами. Так, растительноядные животные кенгуру в Австралии являются экологическими эквивалентами бизона и вилорогой антилопы в Северной Америке.

Популяция – совокупность организмов одного вида, населяющих определенное пространство, в пределах которого не существует барьеров, препятствующих свободному общению организмов между собой. Это определение близко к определению генетической популяции как элементарной единицы эволюционного процесса. Если генетика в первую очередь рассматривает степень неоднородности организмов в пределах популяции, отклонения и мутации, то экология оперирует особями в пределах популяции как статическими единицами, равнозначными друг другу.

Популяция обладает многими признаками, которые характеризуют ее как единое целое. Это плотность, рождаемость, смертность, распределение организмов по возрастам, тип роста и др. Плотность популяции обычно выражается числом особей или биомассой на единицу площади или объема (например, 100 деревьев на один гектар, 200 кг рыбы на 1 га, 5 млн. водорослей на один кубический метр воды).

Подобно другим популяционным характеристикам, плотность популяции довольно изменчива, хотя всегда существуют определенные верхние и нижние пределы. Верхний предел зависит от продуктивности трофического уровня, к которому относится организм, и интенсивности его метаболизма, нижний – четко определить невозможно.

Численность популяций зависит от многих факторов окружающей среды. Улучшение условий питания, как правило, приводит к росту плодовитости и рождаемости. Увеличение численности кормовых организмов способствует снижению конкуренции и ослаблению хищничества и паразитизма. Напротив, снижение кормовой базы, уве-

личение пресса хищников и паразитов, обострение конкуренции снижают плодовитость и повышают смертность в популяции.

Изменение численности организмов во времени называют *динамикой популяций*. Существуют два ее основных типа – периодическая и непериодическая. Периодические колебания происходят главным образом под влиянием закономерно изменяющихся факторов среды. У некоторых видов млекопитающих, птиц, рыб, насекомых наблюдаются четкие периодические изменения численности, т.е. ее вспышки чередуются со спадами. Такие колебания принято называть *осцилляциями*. Однако под влиянием динамики абиотических факторов в течение сезона или по другим причинам численность особей в популяции не остается постоянной и колеблется во времени, хотя и без определенной периодичности. В таких случаях говорят о *флуктуациях* численности.

Биоценоз – совокупность живых существ (микроорганизмов, растений, животных), взаимно зависимых и размножающихся в каком-то определенном месте. Это высший уровень организации живого, рассматриваемый биологическими науками.

Каждому биоценозу свойственно видовое разнообразие, т.е. определенное число видов, характерное для данного местообитания. Например, биоценоз тундры включает 250-270 видов, а биоценоз влажного тропического леса Амазонки – 5-7 тыс. видов. Сообщество растений называется *фитоценозом*, животных – *зооценозом*.

В зависимости от численности вида в биоценозе различают комплексы доминант, субдоминант, второстепенных, редких и случайных элементов биоценоза. *Доминанты* представлены большим количеством особей, *субдоминанты* – небольшим и *второстепенные элементы* – единичными экземплярами. Степень преобладания особей или видовых популяций в сообществе называется доминированием.

Каждый биоценоз имеет определенную структуру. Это связано с ярусным расположением атмосферы, горных пород, почв и грунтовых вод, что накладывает отпечаток на распределение организмов. Вертикальное расслоение биоценозов на разновысокие части называется *ярусностью*, которая наиболее четко выражена в растительных сообществах (рис. 100).

В 1934 г. английский ботаник А. Тенсли предложил термин «*экологическая система*», или «*экосистема*», для обозначения исторически сложившегося единства растений, животных и микроорга-

низмов (биоценоза) и неживой среды их обитания (биотопа). По его мнению, эта система является величиной безразмерной, начиная от капли воды, аквариума, водоема до глобальной экосистемы – планеты Земля.

Немного позднее русский ученый В.И. Сукачев (1942) ввел понятие «*биогеоценоз*», которое от экосистемы отличается определенностью своих границ. Биогеоценоз – это экологическая система ранга растительной ассоциации. Между биогеоценозом и экосистемой многими учеными ставится знак равенства. Понятие «экосистема» сузилось, и под экосистемой редко понимают биосферу. Под биогеоценозом понимается четко ограниченная единица в структуре биосферы подобно тому, как биологи у многоклеточного организма выделяют отдельные клетки.

Все видовое разнообразие организмов экосистем основано на трех основных блоках – продуценты, консументы и редуценты (рис. 101). *Продуценты* – это хлорофиллоносные организмы (главным образом растения), образующие в процессе фотосинтеза органического вещества. *Консументы* – это гетеротрофы, потребляющие готовые органические вещества. Консументы бывают разных размеров: мелкие и крупные. Мелких консументов, потребляющих мертвое органическое вещество, выделяют в *редуценты* (восстановители). Они минерализуют органическое вещество до простых соединений, которые могут потребляться растениями и вступать в новый цикл. Таким образом, редуценты заканчивают и как бы снова начинают круговорот вещества. К редуцентам относятся грибы и микроорганизмы, к крупным консументам – все животные.

Любой уровень биологической организации от субклеточного до биоценотического для длительного существования нуждается в обмене веществ с окружающей средой.

В биогеоценозах постоянно происходит перенос вещества и энергии, которые заключены в пище, созданной преимущественно зелеными растениями. Перенос этот совершается путем поедания одних организмов или продуктов их жизнедеятельности другими. *Пищевые цепи* (цепи питания) – ряд организмов (растений, животных, микроорганизмов и др.), в которых каждое предыдущее звено служит пищей для последующего (рис. 102).

При каждом очередном переносе энергии большая ее часть (80-90 %) теряется, переходя в тепло. Это ограничивает возможное число звеньев цепи. Их количество не должно превышать 4-5.

При схематическом изображении пищевой цепи отдельные звенья показываются в виде прямоугольников, длина или площадь которых соответствует численным значениям звеньям. Располагая их в определенной последовательности, получают так называемую *экологическую пирамиду* (рис. 103). Установлено основное правило, согласно которому в любой экосистеме больше растений, чем животных, травоядных, насекомых, чем птиц. Различают три типа экологических пирамид: 1) *чисел* (на каждом уровне откладывается численность отдельных организмов); 2) *биомасс* (характеризует общую сухую или сырую массу организмов разных уровней); 3) *энергии* (показывает величину потока энергии или продуктивности на последовательных уровнях).

При передаче энергии с одного трофического уровня на другой происходит ее потеря. В любой цепи питания не вся пища используется на рост. Большая ее часть расходуется на удовлетворение энергетических затрат организма – дыхание, размножение, поддержание температуры своего тела. При этом биомасса предыдущего звена не может быть полностью переработана последующим. В противном случае исчезли бы ресурсы для развития живой материи.

Итак, если на первом трофическом уровне в процессе фотосинтеза зеленые растения запасают 1 000 000 единиц условной энергии, то на пятом остается только 100 единиц.

В экосистемах пищевые цепи обычно не изолированы, а тесно переплетаются между собой, образуя трофические сети. Организмы, получающие пищу через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню.

Итак, зеленые растения занимают первый трофический уровень (уровень продуцентов), травоядные – второй (уровень первичных консументов); хищники, поедающие травоядных, -- третий (уровень вторичных консументов), а вторичные хищники – четвертый уровень (уровень третичных консументов. Конечным, пятым трофическим уровнем являются потребители мертвого органического вещества, и продуктов жизнедеятельности – редуценты. Таким образом, трофическая классификация основана на типах жизнедеятельности организма.

Биогеоценозы формируются в течение длительной эволюции, в процессе которой происходит приспособление организмов в среде обитания и друг к другу. Каждый живой организм в результате своей жизнедеятельности изменяет среду вокруг себя, изымая из нее часть веществ и выделяя в нее продукты своего метаболизма. Поэтому длительное существование популяции на одном месте изменяет среду ее обитания таким образом, что она становится малопригодной для одних видов и пригодной для других. Вследствие этого на новом месте развивается другой, более приспособленный к новым условиям биоценоз. Поэтому с течением времени происходит развитие биогеоценоза, изменение его видовой структуры и протекающих в них процессов.

Последовательность сообществ, сменяющих друг друга во времени, носит название сукцессии, а их переходные состояния – последовательных стадий (стадии развития).

По мере усложнения сообщества усложняются и связи между популяциями. Высшей точкой, или кульминацией, развития является стабилизированная система, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса организмов. Развитие биогеоценозов (экосистем) во многом аналогично развитию отдельного организма.

Биосфера

Термин «биосфера» впервые введен в науку австрийским натуралистом Э. Зюссом в 1875 г. для обозначения общего облика поверхности Земли, ее лика, обусловленного наличием на планете живых организмов. Целостное учение о биосфере и протекающих в ней процессах, ее строении и функциях развито в 30-е годы XX в. советским геохимиком В.И. Вернадским. Он рассматривал совокупность живых организмов Земли как единый всеобщий фактор, который вовлекает в круговорот косную материю планеты, аккумулируя энергию Космоса и преобразуя ее в энергию земных процессов.

Под биосферой необходимо понимать специфическую оболочку небесного тела, в пределах которой существует жизнь, т.е. обитают и размножаются живые существа. Согласно данному определению, биосфера включает твердую оболочку Земли (литосфера), водную (гидросфера) и газовую (тропосфера) оболочки (рис. 104).

Что же характерно для биосферы как особой оболочки земного шара? Во-первых, это область, в которой в значительном количестве имеется жидкая вода, во-вторых, на нее падает мощный поток энергии Солнца, в-третьих, в биосфере существуют поверхности раздела между веществами, находящимися в жидком, твердом и газообразном состоянии. И, наконец, в биосфере жизнь защищена озоновым экраном от жесткого ультрафиолетового излучения.

Литосфера – верхний каменный твердый слой Земли – составляет нижнюю сферу географической оболочки. На равнинах она имеет мощность 30-40 км, в горах – 50-60, а в пределах морей и океанов – 3-10 км. Литосфера состоит из слоя осадочных пород, ниже которых лежат гранитный и базальтовый слои. На суше плотно заселен только тонкий слой: от десятков сантиметров до нескольких метров, но по трещинам, кавернам, пустотам жизнь распространилась в толщу земной коры до глубины 5-7 км (предел глубин, где обнаруживаются жизнеспособные формы), где есть жидкая вода.

Атмосфера – воздушная оболочка – достигает мощности до 20 тыс. км. Она состоит из пяти слоев. Сфера жизни охватывает первый слой атмосферы – тропосферу – и частично входит в стратосферу.

В пределах тропосферы ограничивающими факторами служат солнечное излучение, недостаток влаги, кислорода и низкое парциальное давление.

Вероятно, на высоте выше 6200 м над уровнем моря хлорофилл-лоносные растения существовать не могут, хотя отдельные организмы встречаются и на большей высоте. По-видимому, они питаются ногохвостками и клещами (например, пауки), а те в свою очередь довольствуются зернами пыльцы и другими органическими частицами, заносимыми сюда ветрами. В покоящемся состоянии (в виде спор, цист, грибов и бактерий) организмы могут встречаться на высоте до 12-15 км. В жидкой среде (гидросфере) ограничивающими факторами могут служить большое давление и отсутствие света, начиная с глубины 200 м. Несмотря на это, жизнь обнаруживается на глубинах до 11 тыс. м.

Между земной корой, гидросферой и атмосферой происходит взаимообмен между веществом и энергией, который находит свое выражение, например, в тектонических движениях (землетрясение, вулканизм). Общая мощность географических оболочек меняется от 80-90 км в горных системах до 25-30 км в океанах.

Самой активной формой материи во Вселенной является *живое вещество*. По сравнению с массой Земли масса живого вещества незначительна. Если собрать все население биосферы и гомогенизировать (размельчить) его, то получим слой толщиной в лист бумаги. По расчетам специалистов в сырой массе это будет примерно 340 г/м^2. Если вещество высушить, то его масса будет еще меньше, так как 75-80 % приходится на долю воды. Несмотря на малую массу, живое вещество, выполняя наиболее существенные функции, является самой важной энергетической частью биосферы.

В целом общая биомасса живого вещества на планете оценивается в 2434,2 млрд. т сухой массы (табл. 18).

Таблица 18

Биомасса организмов Земли (млрд. т сухой массы)

Организмы	Сухое вещество			
	на континентах		в океанах	
	т 10^9	%	т 10^9	%
Зеленые растения	2400	99,2	0,2	6,3
Животные и микроорганизмы	20	0,8	3,0	93,7
Итого	2420	100	3,2	100

Несмотря на то, что гидросфера составляет около 71 % всей поверхности земного шара, основная масса живого вещества биосферы сосредоточена на континентах (свыше 99,8 %). Вклад океаносферы составляет только 0,13 %.

На континентах преобладают растения (99,2 %) в океане – животные (93,7 %). Живое вещество планеты сосредоточено преимущественно в зеленых растениях суши. Организмы, не способные к фотосинтезу, составляют менее 1 %.

Кроме того, биомасса наземных растений по абсолютной величине на четыре порядка больше, чем водных (табл. 18). Вместе с тем по своим функциональным особенностям наземные и водные растения вполне сопоставимы.

Приблизительно половина кислорода на Земле образуется в процессе фотосинтеза растениями суши (главным образом влажных тропических лесов), вторая половина – мельчайшими растениями гидросферы (фитопланктоном), хотя биомасса тех и других несопоставима между собой. Такое явление объясняется тем, что скорость продуцирования микроскопических растений во много раз выше, чем крупных наземных форм. В этом проявляется одна из общих биологических закономерностей: интенсивность процессов жизнедеятельности (питания, роста, обмена) выше у более мелких организмов. Поэтому при сравнительно небольшой биомассе (0,2 млрд. т) величина их продуктивности близка величине продуктивности высших растений (биомасса 2400 млрд. т).

Под живым веществом понимают совокупность массы всех организмов, населявших в тот или иной момент нашу планету.

По Вернадскому, живые организмы участвуют в круговороте многих химических элементов. Проявление жизни коренным образом

изменяет течение всех химических реакций в земной коре, и чуть ли не каждый из элементов проходит в общей цепи превращений через биогеохимическое звено. Таким образом, жизнедеятельность организмов – это глубокий и мощный геологический процесс. Масштабы работы живого вещества таковы, что в течение короткого промежутка времени через живые организмы может пройти все вещество биосферы. Так, весь кислород атмосферы, являясь продуктом процесса фотосинтеза, обновляется благодаря жизнедеятельности зеленых хлорофиллоносных растений каждые 2 тыс. лет, а все молекулы CO_2, участвующие в процессе фотосинтеза, -- каждые 300 лет.

Мощь геологического и геохимического воздействия живого вещества на поверхностные оболочки планеты целиком и полностью определяются его особыми специфическими функциями.

Живое вещество в биосфере выполняет следующие основные функции: газовую, концентрационную и окислительно-восстановительную.

Одной из важнейших функций живого вещества является *газовая*, заключающаяся в динамике и трансформации газов в биосфере. Известно, что в процессе фотосинтеза выделяется кислород, который обогащает нашу планету. В настоящее время весь кислород в свободном и связанном состоянии биогенного происхождения. В процессе дыхания и брожения происходит поглощение кислорода и выделение углекислого газа как конечного продукта окислительного процесса, присущего живой системе. В большом количестве выдыхаются азот и пары воды. В процессе газового метаболизма могут выделяться сероводород (при неполном окислении органических веществ) метан и др.

Концентрированная функция проявляется в способности живых организмов аккумулировать разные химические элементы, в т.ч. микроэлементы. Из внешней среды (почвы, воды, атмосферы). Некоторые виды являются специфическими концентраторами химических элементов в количествах, в десятки и даже сотни раз превышающих их содержание в среде. Так, бурые водоросли концентрируют иод, диатомовые водоросли и злаки – кремний, фиалки – цинк, моллюски и ракообразные – медь и т.п. Следствием концентрированной функции живых организмов являются геохимические аномалии многих участков земной поверхности, локальные скопления некоторых химических элементов. Результат этой функции в масштабах биосферы – накопле-

ние залежей полезных ископаемых, например, известняка, торфа, каменного угля и др.

Окислительно-восстановительная функция выражается в химических превращениях веществ в процессе жизнедеятельности организмов. В почве, водной и воздушной средах образуются соли, оксиды, новые вещества как результат окислительно-восстановительных реакций.

Окислительно-восстановительные функции и реакции лежат в основе всякого биологического метаболизма. Если в одних процессах преобладает одна, то в других – другая функция, которые балансируются в масштабе биосферы.

Жизнь и прокариот и эукариот – это непрекращающийся синтез и распад органических веществ, объединяющие все живые организмы на Земле. На разных этапах развития биосферы соотношение этих процессов менялось. В частности, в момент возникновения биосферы, когда природа была молода, созидание преобладало над разрушением, что имело для нее определенные последствия. Из первичной атмосферы в большом количестве были взяты метан, сероводород и углекислый газ, а концентрация свободного кислорода, отсутствовавшего в ней прежде, была доведена до нынешней – 21 %.

При достижении расцвета теплокровных животных в биосфере это неравенство перешло в относительное равновесие. В этот период времени появился человек. С момента расцвета промышленности до настоящего времени процессы разрушения стали преобладать над созиданием, причем наблюдается тенденция к их увеличению.

Для того чтобы биосфера существовала и на Земле не прекращалось развитие жизни, в природе должен происходить непрерывный круговорот органического вещества и химических элементов. Единственный способ придать ограниченному количеству вещества свойство бесконечного – это, как считал В.В. Вильямс, заставить его вращаться по замкнутой кривой.

Единственный источник энергии на земле, от которого зависит жизнь, -- Солнце. Поверхность Земли ежегодно получает около 1,2 $\cdot 10^{20}$ кДж солнечной энергии. Примерно половина этого количества идет на испарение воды. На синтез органического вещества в процессе фотосинтеза тратится в среднем 0,1-0,2 % от приходящей энергии Солнца. Благодаря этому суммарная первичная продукция Земли за год составляет около 232,5 млрд. т сухого вещества. В целом растения

ежегодно продуцируют массу органического вещества, равную 10 % от их биомассы, а деструкторы, составляющие примерно 1 % от суммарной биомассы организмов планеты, вынуждены перерабатывать массу органического вещества, в 10 раз превосходящую их собственную. Эти ориентировочные сравнения показывают исключительно тесную связь главных компонентов биотического круговорота. Запасание солнечной энергии на Земле, используемой на жизнедеятельность всех живых организмов, происходит только на первом трофическом уровне, на уровне продуцентов. Во всех остальных звеньях пищевой цепи происходит только ее потребление и расходование с разной эффективностью, сопровождающейся потерей энергии в виде тепла. Чем выше трофический уровень организма, тем больше эти потери. После отмирания организмов и их полной минерализации органические и минеральные вещества вступают в новый круговорот. Они вновь используются в процессе новообразования органического вещества и его расходования по цепям питания.

Человек и биосфера

В начале XVIII в. был сделан ряд крупных научных открытий, которые вызвали расцвет современного промышленного развитого общества. Начиная с этого времени, экономическая структура основных европейских стран быстро менялась, так как изобретались паровые машины, использовалась новая техника. Это способствовало росту промышленных предприятий.

Успехи научно-технической революции к началу 70-х гг. XX в. сделали ощутимым влияние на информационные процессы в природе новой сферы производственной деятельности человека – биотехносферы. Основным направлением сегодняшних поисков автоматизации является перенос на автоматы информационной деятельности человека. Появилась необходимость создания машин, способных воспринимать окружающую обстановку, лишить цели и принимать правильные решения, находить кратчайшие пути их достижения. Суммарное воздействие таких машин на биосферу и человека может быть сравнимо, а в ближайшем будущем, очевидно, и превзойдет мощь взаимного влияния человека и биосферы.

Более широкое привлечение машин к деятельности человеческого общества является жизненно необходимым и переживаемый нами

период развития, отмеченный так называемым информационным взрывом.

У нее теперь есть машины, способные размышлять, принимать решения. Дальнейшее их совершенствование – дело будущего. Для их построения необходимо познание основных законов работы человеческого мозга.

Но уже сейчас ясно, что в большинстве случаев замена человека машиной либо невыгодна, либо невозможна и основным направлением развития должно стать создание сложных человеко-машин. Они объединят огромные скорости обработки информации с гибкостью человеческого здравого смысла, его интуицией.

В результате мощной техногенной деятельности человека биомфера Земли коренным образом преобразуется и становится, по определению В.И. Вернадского, *«ноосферой»* -- *«сферой разума»*. В.И. Вернадский писал: «Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, ставится вопрос и перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера». По мнению В.И. Вернадского, ноосфера, зародившись на Земле, по мере освоения человеком околозвездного пространства должна превратиться в особый структурный элемент Космоса. Элементы ноосферы прослеживаются сегодня в современном использовании человечеством околоземного космического пространства в мирных, научных целях, принятии коллективных мер различными государствами по предотвращению загрязнения атмосферного воздуха, Мирового океана и т.д.

С появлением современной индустрии пресс человечества на окружающую среду резко возрос. Все больше сокращается разнообразие биоценозов в средах, эксплуатируемых человеком. Строятся города, унифицируются сельские районы путем разведения на больших пространствах технических монокультур, разрушаются последние остатки дикорастущей растительности, уничтожаются леса и болота, бесполезные с точки зрения современного человека. На рубеже 50-60-х гг. лес занимал более 30 % суши, а к 1965 г. его доля уменьшилась до 22 %. Безжалостно и стремительно вырубаются леса Африки и Южной Америки, русского Северо-Запада и Сибири. Из недр Земли добывают 20 млрд. т полезных ископаемых, из которых только 2 %

используются человеком, а 98 % уходят в отходы, загрязняя окружающую среду.

Что касается диких животных, то они почти полностью вытеснены из так называемых развитых районов земного шара. Поэтому так необходимо создание и сохранение эталонов природы: ландшафтов, заповедников, заказников, национальных парков, редких объектов и достопримечательностей. Сейчас они занимают в сумме около 3 % всей поверхности Земли. В настоящее время на территории СНГ общая площадь заповедников составляет 0,3 % нашей территории, в то время как в Кении – 15,5 %, в Англии – 8,8, в Танзании – 7, США – 2,5 %.

Кроме уменьшения разнообразия естественной среды, что является одной из причин нарушения равновесия в природе, есть еще два фактора, оказывающих пагубное влияние на экосистемы.

1. Нарушен круговорот веществ, т.е. отходы человеческого общества полностью уже не минерализуются деструкторами. Деятельность микроорганизмов в воде и почве часто затормаживается токсическими загрязняющими веществами. Кроме того, в процессе промышленного производства создается большое количество веществ, которые невозможно разрушить биологическим путем (например, многие пластмассы). Подобные непрекращающиеся накопления различных остатков в будущем могут иметь пагубные последствия.

2. Приток энергии сильно изменен в современном промышленном обществе. Из пищи человек получает часть энергии (солнечной), трансформированной в процессе фотосинтеза, а дополнительное количество ее поступает при использовании солнечной энергии, накопленной в течение тысяч лет ископаемыми растениями (нефть, торф, уголь). Происходит истощение не возобновляемых природных ресурсов биосферы. Необходимо четко представлять, что никакой живой организм не может жить, пренебрегая законами круговорота в такой степени, чтобы потреблять больше, чем производят экосистемы. Нарушение законов природы может привести к гибели цивилизации, что в региональном масштабе неоднократно случалось в древние времена.

Загрязнение среды приобретает все больший размер. В последние годы резко возросло загрязнение продуктов биологически активными веществами – пестицидами. Циркулируя по пищевым цепям экологических систем, они накапливаются до токсических концентраций и оказывают отравляющее воздействие на организмы. Особенно

уязвима по отношению к ним функция воспроизводства. Так, у лососевых рыб формируется нежизнеспособная икра, нарушается кальциевый обмен и яйца образуются с утонченной скорлупой.

Способы содержания животных в неволе (зоопарке) дают возможность спасти редкие виды. Так было с зубрами, которые после 1921 г. остались только в зоопарке. Одним из важнейших природоохранных мероприятий является осознание того, насколько это важно – сохранять природу. С этой целью создаются генетические банки, в которых хранятся половые клетки, зародыши диких и лабораторных животных в замороженном состоянии. Никогда нельзя предсказать, какой именно ген и когда пригодится человеку в его практической деятельности, в его борьбе за сохранение собственного здоровья. Например, животные, несущие ген альбинизма, дают возможность изучить тончайшие механизмы развития, что поможет предупреждать и лечить наследственные заболевания человека, груз которых все более увеличивается.

Замораживание половых клеток и зародышей редких и исчезающих видов животных позволит сохранить полную генетическую информацию, которая может быть впоследствии использована для пополнения генофонда и восстановления вида, если он исчезнет.

В последние десятилетия колоссальный размах приобрело движение по охране природы (партия «зеленых» во многих странах мира). Создан Международный союз по охране природы, усилиями которого ведется Красная книга. Запрещена или строго регламентирована торговля растениями и животными.

Охрана природы стала одной из частей межгосударственной и международной политики. К руководству отдельными странами приходят люди с обостренным чувством экологической ответственности. На средства международных фондов предпринимаются усилия по спасению многих видов ландшафтов тех государств, у которых собственных средств для этого нет.

Выделившись из природы, человечество приобрело потенциальную возможность управлять ее развитием. Но возможности такого управления будут всегда ограничены тем, что человек остается частью природы. Поэтому ее охрана оказывается непременным условием успешного развития человечества.

Понимание важности сохранения биосферы должно занимать ведущее место в системе любых ценностных установок, при принятии любых решений на разных уровнях.

Список использованной литературы

1. Бейли Дж. И Седдон Т. Доисторический мир. Москва «Росмэн», 1995.
2. Биологический энциклопедический словарь. Москва «Советская энциклопедия», 1989.
3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология в 3-х томах. Москва «Мир», 1990.
4. Жизнь животных в семи томах. Москва «Просвещение», 1983.
5. Жизнь растений в шести томах. Москва «Просвещение», 1974.
6. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. Москва «Мир», 1988.
7. Киселев В.Н. Основы экологии. Учебное пособие / В.Н.Киселев.- Мн.: Высш.школа., 2002.
8. Константинов В.Н., Наумов С.Л., Шаталова С.П.. Зоология позвоночных. Москва АКА ДЕМIA, 2000.
9. Красная книга СССР. В 2-х томах. Москва «Лесная промышленность», 1985.
10. Лемеза Н.А., Камлюк Л.В., Лисов Н.Д.. Биология для поступающих в ВУЗы. Минск «Юнипресс», 2001.
11. Лопатин И.К. Основы зоогеографии. Минск «Вышэйшая школа», 1980.
12. Лопатин И.К. Общая зоология. Минск, «Вышэйшая школа», 1983.
13. Лукин Е.И. Зоология. Москва «Высшая школа», 1981.
14. Одум Ю. Экология. В 2-х т.: Перевод с английского. Москва «Мир», 1986.
15. Пособие по биологии для поступающих в ВУЗы. Под редакцией Лемезы Н.А.. Минск ООО «Юнипресс», 2001.
16. Скотт М. Природа. Москва, «Росмэн», 1995.